

*Clermont-Ferrand*

Jean-Pierre COLLIN

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ORGANE PINÉAL.  
DE L'ÉPIPHYSE SENSORIELLE A LA GLANDE PINÉALE :  
MODALITÉS DE TRANSFORMATION  
ET IMPLICATIONS FONCTIONNELLES



1970

"ANNALES DE LA STATION BIOLOGIQUE DE BESSE-EN-CHANDESSE"  
SUPPLÉMENT N° 1

1969



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

[https://archive.org/details/IA41548424\\_0008](https://archive.org/details/IA41548424_0008)

Jean-Pierre COLLIN

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ORGANE PINÉAL.  
DE L'ÉPIPHYSE SENSORIELLE A LA GLANDE PINÉALE :  
MODALITÉS DE TRANSFORMATION  
ET IMPLICATIONS FONCTIONNELLES



"ANNALES DE LA STATION BIOLOGIQUE DE BESSE-EN-CHANDESSE"  
SUPPLÉMENT N° 1

1969





**Contribution à l'étude de l'organe pinéal.  
De l'épiphyse sensorielle à la glande pinéale :  
modalités de transformation et implications fonctionnelles.**

PAR

**JEAN-PIERRE COLLIN**

---

SOMMAIRE.

|                                                                                                          |        |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| RESUME .....                                                                                             | 5      |
| SUMMARY .....                                                                                            | 7      |
| ZUSAMMENFASSUNG .....                                                                                    | 9      |
| <br>INTRODUCTION .....                                                                                   | <br>11 |
| <br><u>CHAPITRE PREMIER : MATERIEL ET TECHNIQUES</u> .....                                               | <br>19 |
| I. - MATERIEL .....                                                                                      | 19     |
| II. - PRELEVEMENT DE L'ORGANE PINEAL .....                                                               | 21     |
| III. - MICROSCOPIE PHOTONIQUE .....                                                                      | 21     |
| A - Techniques topographiques .....                                                                      | 21     |
| B - Techniques histochimiques .....                                                                      | 22     |
| IV. - MICROSCOPIE ELECTRONIQUE .....                                                                     | 23     |
| A - La fixation .....                                                                                    | 23     |
| B - L'inclusion .....                                                                                    | 24     |
| C - Confection des grilles et contraste des coupes ultrafines .....                                      | 24     |
| D - Légende des planches .....                                                                           | 24     |
| V. - TRAITEMENTS PHARMACOLOGIQUES .....                                                                  | 25     |
| <br><u>CHAPITRE II : LES TYPES CELLULAIRES DE L'ORGANE PINEAL</u> .....                                  | <br>27 |
| I. - IDENTIFICATION DES TYPES CELLULAIRES EN MICROSCOPIE OPTIQUE.<br>VARIATIONS CHEZ LES VERTEBRES ..... | <br>27 |
| A - Cyclostomes : <u>Lampetra planeri</u> (Petromyzontoïde) .....                                        | 27     |

|                                                                                                     |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| B - Lacertiliens : <u>Lacerta viridis</u> et <u>Lacerta muralis</u> .....                           | 34 |
| C - Chéloniens : <u>Testudo hermanni</u> .....                                                      | 44 |
| D - Ophidiens : <u>Vipera aspis</u> .....                                                           | 44 |
| E - Oiseaux : <u>Pica pica</u> .....                                                                | 45 |
| F - Mammifères .....                                                                                | 50 |
| II. - LES CELLULES*INTERSTITIELLES* EXAMEN AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE<br>ET FONCTION POSSIBLE ..... | 51 |
| A - Chez <u>Lampetra planeri</u> .....                                                              | 51 |
| B - Chez <u>Lacerta</u> , <u>Tarentola</u> , <u>Testudo</u> , <u>Pica</u> .....                     | 54 |
| III. - LES CELLULES A CORPS MYELINIQUES ET RESIDUELS DE <u>LAMPETRA</u> .....                       | 55 |

|                                                                                                                                         |  |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|-----|
| <u>CHAPITRE III : DIFFERENCIATION ET RUDIMENTATION DES CELLULES DE TYPE PHOTO-<br/>RECEPTEUR. CONSEQUENCES FONCTIONNELLES</u> .....     |  | 57  |
| I. - DIFFERENCIATION DES PHOTORECEPTEURS (ORGANE PINEAL DE L'AMMO-<br>CETE ET DE L'ADULTE DE <u>LAMPETRA PLANERI</u> ) .....            |  | 57  |
| A - Généralités .....                                                                                                                   |  | 57  |
| B - Le segment externe .....                                                                                                            |  | 59  |
| C - Le segment interne .....                                                                                                            |  | 79  |
| D - Le corps cellulaire .....                                                                                                           |  | 87  |
| E - Le pédicule synaptique ramifié (ou prolongement basal) .....                                                                        |  | 87  |
| F - Discussion .....                                                                                                                    |  | 91  |
| II. - PLURALITE DES "PHOTORECEPTEURS" ET REGRESSION DE LA FONCTION<br>SENSORIELLE CHEZ LES REPTILES .....                               |  | 98  |
| A - La pluralité des "photorécepteurs" : définition .....                                                                               |  | 98  |
| B - Les cellules "P" .....                                                                                                              |  | 99  |
| C - Le concept de photorécepteur rudimentaire .....                                                                                     |  | 107 |
| D - Les photorécepteurs rudimentaires sécrétoires de <u>Lacerta</u> .....                                                               |  | 111 |
| E - Photorécepteurs rudimentaires sécrétoires chez d'autres Lacertiliens :<br><u>Tarentola</u> , <u>Anguis</u> , <u>Chalcides</u> ..... |  | 143 |
| F - Photorécepteurs rudimentaires du Chélonien terrestre : <u>Testudo hermanni</u> ....                                                 |  | 147 |
| G - Discussion .....                                                                                                                    |  | 155 |
| III. - RUDIMENTATION DES PHOTORECEPTEURS ET REGRESSION DE LA FONCTION<br>SENSORIELLE CHEZ L'OISEAU. ETUDES CHEZ <u>PICA PICA</u> .....  |  | 160 |
| A - Généralités .....                                                                                                                   |  | 160 |
| B - Les photorécepteurs rudimentaires sécrétoires de <u>Pica pica</u> .....                                                             |  | 160 |
| C - Photorécepteurs rudimentaires embryonnaires et à l'éclosion .....                                                                   |  | 181 |
| D - Photorécepteurs rudimentaires d'autres espèces .....                                                                                |  | 185 |
| E - Discussion .....                                                                                                                    |  | 191 |

|                                                                                                                                                                      |  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|-----|
| <u>CHAPITRE IV : DIFFERENCIATION ET REGRESSION DE L'INNERVATION SENSORIELLE<br/>ET DES CONNEXIONS SYNAPTIQUES DE TYPE RUBAN. INCIDENCES<br/>FONCTIONNELLES</u> ..... |  | 201 |
| I. - DIFFERENCIATION DE L'INNERVATION SENSORIELLE (ORGANE PINEAL DE<br><u>LAMPETRA PLANERI</u> ) .....                                                               |  | 201 |
| A - Généralités .....                                                                                                                                                |  | 201 |
| B - Le corps cellulaire des cellules ganglionnaires .....                                                                                                            |  | 205 |
| C - Prolongements dendritiques et axoniques dans la rétine (cupule sensorielle) ...                                                                                  |  | 213 |
| D - Le tractus pinéal .....                                                                                                                                          |  | 217 |
| E - Discussion .....                                                                                                                                                 |  | 221 |
| II. - REGRESSION DE L'INNERVATION SENSORIELLE (ORGANE PINEAL DE<br><u>LACERTA</u> ) .....                                                                            |  | 227 |
| A - Conditions d'une régression de l'innervation efférente .....                                                                                                     |  | 227 |



|                                                                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| B - Historique .....                                                                                                       | 228 |
| C - Les cellules ganglionnaires .....                                                                                      | 228 |
| D - Axones épiphysaires et tractus pinéal .....                                                                            | 230 |
| E - Discussion .....                                                                                                       | 239 |
| III. - DIFFERENCIATIONS SYNAPTIQUES (ORGANE PINEAL DE L'AMMOCETE DE<br>LAMPETRA) .....                                     | 241 |
| A - Introduction .....                                                                                                     | 241 |
| B - La région terminale du pédicule synaptique et l'intervalle synaptique .....                                            | 245 |
| C - La région postsynaptique ou dendritique .....                                                                          | 249 |
| D - Rapports présumés de pénétration des prolongements dendritiques dans<br>les régions basales des photorécepteurs .....  | 250 |
| E - Discussion .....                                                                                                       | 250 |
| IV. - LA REGRESSION DES SYNAPSES SENSITIVES DE TYPE RUBAN .....                                                            | 255 |
| A - Régression des synapses chez les Lacertiliens .....                                                                    | 255 |
| B - Régression synaptique chez les Chéloniens .....                                                                        | 256 |
| C - Régression synaptique chez les Oiseaux .....                                                                           | 256 |
| <br>CHAPITRE V : CRITERES CYTOLOGIQUES ET HISTOCHIMIQUES D'UNE ACTIVITE SECRE-                                             |     |
| TOIRE DES CELLULES DE LA SERIE SENSORIELLE .....                                                                           | 267 |
| I. - LES DONNEES BIOCHIMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES .....                                                                      | 267 |
| A - Les composés peptidiques .....                                                                                         | 268 |
| B - Les dérivés indoliques .....                                                                                           | 268 |
| C - L'orientation des recherches histochimiques et cytophysiologiques .....                                                | 272 |
| II. - CRITERES HISTOCHIMIQUES CHEZ LES LACERTILIENS (RECHERCHES QUALI-                                                     |     |
| TATIVES DES INDOLAMINES) .....                                                                                             | 272 |
| A - Réactions des cellules entérochromaffines .....                                                                        | 273 |
| B - Localisation de la sérotonine épiphysaire des Lacertiliens par la méthode<br>de Falck et Hillarp .....                 | 274 |
| C - Action de la réserpine .....                                                                                           | 276 |
| D - Discussion .....                                                                                                       | 277 |
| III. - CRITERES CYTOLOGIQUES, ACTION DES DROGUES CHEZ LACERTA (ETUDES<br>ULTRASTRUCTURALES) .....                          | 279 |
| A - Chez un Cyclostome : Lampetra planeri .....                                                                            | 279 |
| B - Chez les Lacertiliens .....                                                                                            | 280 |
| C - Chez les Oiseaux .....                                                                                                 | 282 |
| IV. - RELATIONS ENTRE LES RESULTATS MICROELECTRONIQUES ET CEUX DE<br>L'HISTOCHIMIE CHEZ LES LACERTILIENS, DISCUSSION ..... | 284 |
| V. - LE PROBLEME DE L'EXCRETION .....                                                                                      | 286 |
| <br>CHAPITRE VI : L'INNERVATION AFFERENTE MONOAMINERGIQUE DES LACERTILIENS<br>ET DES OISEAUX .....                         |     |
| I. - INTRODUCTION .....                                                                                                    | 289 |
| II. - CHEZ LES LACERTILIENS .....                                                                                          | 291 |
| A - Preuves ultrastructurales .....                                                                                        | 291 |
| B - Histochemie des fibres dans les conditions naturelles et expérimentales .....                                          | 299 |
| C - Modifications ultrastructurales, en culture in "vitro" et à la suite des<br>traitements pharmacologiques .....         | 300 |
| III. - CHEZ LES OISEAUX .....                                                                                              | 306 |
| A - Preuves ultrastructurales .....                                                                                        | 306 |

|                                                                                                                                                                                                     |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| IV. - DISCUSSION .....                                                                                                                                                                              | 311 |
| A - Comparaison des résultats fournis par la microscopie électronique avec<br>les données sur le système neurovégétatif et le système orthosympathique<br>de la glande pinéale des Mammifères ..... | 311 |
| B - Les apports de l'histochimie dans l'identification de la nature catécholami-<br>nergique des fibres .....                                                                                       | 313 |
| C - Sur la localisation des périkaryons des fibres afférentes et la signification<br>possible de ce type d'innervation chez les Lacertiliens et les Oiseaux.<br>Conclusions .....                   | 317 |
| DISCUSSION GENERALE, CONCLUSIONS .....                                                                                                                                                              | 319 |
| BIBLIOGRAPHIE .....                                                                                                                                                                                 | 337 |
| LISTE DES FIGURES DANS LE TEXTE .....                                                                                                                                                               | 357 |
| LISTE DES PLANCHES DANS LE TEXTE .....                                                                                                                                                              | 358 |



### RESUME.

L'étude de l'organe pinéal d'animaux appartenant à différentes classes de Vertébrés (Péromyzontoides, Reptiles, Oiseaux et accessoirement Mammifères) permet de saisir les grandes étapes de la transformation de l'épiphyse sensorielle en glande pinéale.

Après une analyse comparée des types cellulaires, en microscopie optique, l'ultrastructure des cellules "interstitielles" de type épendymaire (cellules de soutien) et leur rôle possible - apparemment non primordial dans la fonction intrinsèque épiphysaire - sont envisagés.

La différenciation et la régression graduée des photorécepteurs sont démontrées. Chez Lampetra planeri, les photorécepteurs, comparables à des cônes, sont typiques. Par contre, Lacerta muralis se caractérise par une pluralité des cellules de type sensoriel : rares photorécepteurs (type cône), majorité de photorécepteurs rudimentaires. D'autres Lacertiliens ont également montré une prédominance de photorécepteurs rudimentaires (Anguis, Tarentola, Chalcides). L'existence des photorécepteurs rudimentaires est justifiée par une orthogénèse régressive qui affecte les pôles cellulaires photorécepteur et neurotransmetteur. Chez le Chélonien Testudo hermanni et des Oiseaux (Pica, Coturnix, Vanellus, Sturnus, Turdus), sont exclusivement rencontrés des photorécepteurs rudimentaires.

Lorsque nous considérons l'innervation efférente sensorielle, responsable de la conduction des stimulus photiques, dans les régions épithalamiques, nous remarquons une bonne différenciation des éléments ganglionnaires et des axones du tractus pinéal (homologue du nerf optique) chez Lampetra. Mais, à partir des Lacertiliens (Lacerta) une régression quantitative des cellules ganglionnaires et des axones du tractus est évidente et tout à fait en rapport avec celle des photorécepteurs.

De plus, les connexions synaptiques de type ruban - qui assurent la transmission des excitations aux cellules ganglionnaires - sont typiques chez le Cyclostome. Elles régressent avec les Lacertiliens et ne sont pas retrouvées chez les Oiseaux. Ce fait est en rapport avec l'indépendance des photorécepteurs rudimentaires vis-à-vis des cellules ganglionnaires. Néanmoins, certains Reptiles et Oiseaux montrent des caractères "synaptiques" atypiques.

L'ensemble de ces résultats permet donc de considérer maintenant que la fonction photoréceptrice est relativement bien développée chez le Péromyzontotide et d'autres Anamniotes (Poissons, Batraciens : études faites par d'autres auteurs). Avec les Reptiles considérés ici, la fonction sensorielle n'est plus que résiduelle chez certains genres, comme Lacerta. Nous pensons qu'elle est très régressée, ou plus vraisemblablement disparue chez les Oiseaux.

Il se posait encore le problème de savoir quel est le type cellulaire responsable de la synthèse et du stockage des principes actifs. Les études ultrastructurales permettent d'envisager, au niveau des photorécepteurs de Lampetra, des photorécepteurs rudimentaires des Lacertiliens et des Oiseaux, des pinéalocytes des Ophidiens et des Mammifères, les caractères d'une activité sécrétoire, matérialisée par la genèse de grains denses dans l'appareil de Golgi. Ces grains, de taille variable, émigrent dans les pédicules synaptiques ou asynaptiques des cellules de type "sensoriel". Ces pédicules présentent une polarité vasculaire et les modalités de l'excrétion sont envisagées. Mais jusqu'ici, nous sommes parvenu, exclusivement chez Lacerta muralis et viridis, à identifier la sérotonine (5-hydroxytryptamine) dans les photorécepteurs rudimentaires sécrétoires (Technique de Falck et Hillarp, études pharmacologiques). Des hypothèses, en ce qui concerne la nature indolique possible des sécrétions, sont émises chez les autres animaux étudiés.

Chez les Lacertiliens et les Oiseaux, nous démontrons, dans les espaces périvasculaires et dans l'épithélium épiphysaire, l'existence de terminaisons axoniques afférentes, présentant des caractères voisins de ceux du système nerveux autonome (études électromicroscopiques, histochimiques - Technique de Falck et Hillarp -, pharmacologiques). La localisation des périkaryons de telles fibres et leur rôle possible dans le contrôle de la fonction épiphysaire sont discutés. Aucune synapse axo-somatique n'a pu être découverte.

De l'ensemble de ces résultats, la notion de lignée ou série sensorielle est établie. Les photorécepteurs se transforment progressivement et principalement avec les Sauropsidés en photorécepteurs rudimentaires, qui à leur tour, avec les Ophidiens et les Mammifères font place aux pinéalocytes. Mais la possibilité de rencontrer tous ces types cellulaires, chez une même espèce (notion de pluralité), est envisagée en relation avec une transformation graduée. Ainsi une classification des types cellulaires est proposée, accompagnée, pour chaque type cellulaire, d'une définition.

Les cellules de la lignée sensorielle paraissent primordiales pour établir la fonction intrinsèque de chaque organe pinéal.



### SUMMARY.

Title : CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE PINEAL ORGAN; FROM THE SENSORY EPIPHYSIS TO THE PINEAL GLAND, TYPES OF TRANSFORMATION AND THEIR FUNCTIONAL IMPLICATIONS.

Characteristic stages in the transformation of the sensory epiphysis into the pineal gland have been studied in different vertebrates such as in Petromyzontidae, Reptilia, Aves and, accidentally, in Mammals.

After a comparative analysis by light microscopy of the cellular types present, the ultrastructure of the supportive cells being of an ependymal type have been more specially dealt with. Conclusions are drawn concerning their possible role which does not seem to be of primary importance for intrinsic pineal function.

The differentiation and the gradual regression of the photoreceptor cells is shown. The epiphysis of the lamprey, Lampetra planeri, is characterized by typical cone-like photoreceptor elements. In the lizard, Lacerta muralis, a variety of sensory cell types has been demonstrated. Some rare cone-like photoreceptors are still present but the majority of these cells have changed into rudimentary photosensory elements. In other lacertilians, such as in Anguis, Tarentola and Chalcides, the number of rudimentary photoreceptor cells is also preponderating. These elements are characterized by an orthogenetic regression of the photoreceptive outer segment and a transformation of the terminal ending of the basal process originally containing the neurotransmitter substance. In the turtle, Testudo hermanni, and in some birds such as Pica, Coturnix, Vanellus, Sturnus and Turdus, rudimentary photoreceptor cells have been observed exclusively.

As the sensory efferent innervation conducting the photic stimuli to the epithalamic part of the brain is concerned, a noteworthy differentiation of the sensory nerve cells and the axons of the pineal tract, which is homologous to the optic nerve, is apparent. However, from lacertilians (Lacerta) on, a reduction of the number of sensory nerve cells and of the axons present in the pineal tract occurs in accordance with the regression of the photosensitive function of the photoreceptor cells. At the same time, the synaptic connections of the ribbon type by which the stimulus generated in the photoreceptor cells is transmitted to the sensory nerve cells, so characteristically present in the lamprey epiphysis, show a regression in the epiphysis of lacertilians being even quite absent in birds. This is in good accordance with the increasing independence shown by the rudimentary photoreceptor cells from the sensory nerve cells. Nevertheless, in the epiphyses of some



reptiles and birds some atypical morphological synaptic characteristics could be still demonstrated.

A comprehensive survey of the results obtained leads to the concept that the photoreceptive function of the epiphysis is relatively well developed in Petromyzontidae and in other Anamniota, as has also been shown by other authors studying the organ in Pisces and Amphibia, but that the sensory epiphyseal function is only residual in some species of reptiles investigated, such as in Lacerta. Following the opinion of the author, the sensory function of the epiphysis in birds has greatly regressed or is, more likely, even quite lost.

In regard to the problem which cell type is responsible for the synthesis and storage of active pineal compounds, it has been demonstrated by means of electron microscopy that the epiphyseal photoreceptors in Lampetra, the rudimentary photoreceptor elements in Sauropsida and the pinealocytes in snakes and Mammals show signs of secretory activity. Dense-core vesicles originating in the Golgi zone have been demonstrated. These vesicles migrate to the either synaptic or asynaptic endfeet of the basal process of the photosensory elements. The mode of excretion has been discussed. By the fluorescence histochemical technique of Falck and Hillarp and by pharmacological studies it has been ascertained that serotonin (5-hydroxytryptamine) is present in the secretory rudimentary photoreceptor cells, at least in Lacerta. The possible indolic nature of the secretory substance in the epiphysis of other animals studied has also been discussed.

In the perivascular spaces as well as in the epiphyseal epithelium of lacertilians and birds, pinealo-petal of afferent axons have proved to be present. They show all of the characteristics of sympathetic fibers as has been demonstrated by Falck and Hillarp's technique as well as by electron microscopic, histochemical and pharmacological studies. Problems relating to the localization of the perikarya of these nerve fibers and their possible role in the control of epiphyseal function have been dealt with. No axo-somatic synaptic connections between these fibers and the secretory rudimentary photoreceptor cells could be demonstrated.

From the results obtained in the present investigation it is concluded that, during epiphyseal phylogenetic development, the sensory photoreceptor cells do change progressively into secretory rudimentary photoreceptor elements, a process which is most pronounced in Sauropsida. In snakes and Mammals the secretory rudimentary photoreceptor cells change into pinealocytes or chief pineal cells. In view of the gradual transformation of the cells it is possible that all types mentioned are to be found in the pineals of the same species (notion of multiplicity). Therefore, a classification of cell types has been suggested in which each cell type is strictly defined.

It is thought that the cells of the sensory line are of primary importance in establishing the intrinsic function of any kind of pineal organ given.

### ZUSAMMENFASSUNG.

Titel : EIN BEITRAG ZUM PINEALORGAN, VON DER SENSORISCHEN EPIPHYSE ZUR  
ZIRBELDRÜSE : UNTERSUCHUNGEN DES TRANSFORMATIONSMECHANISMUS  
UND SEINER FUNKTIONELLEN BEZIEHUNGEN.

Die Untersuchung des Pinealorgans verschiedener Gruppen von Wirbeltieren (Petromyzonten, Reptilien, Vögel und beiläufig Säugetiere) ermöglicht es, die großen Transformationsstufen der sensorischen Epiphyse in eine Zirbeldrüse zu erfassen.

Nach einer vergleichenden lichtmikroskopischen Analyse wird die Ultrastruktur der "Zwischenzellen" endodermalen Gepräges eingehender behandelt und daraus auf ihre wohl mögliche Rolle geschlossen, die für die eigentliche Funktion der Epiphyse nicht von primärer Bedeutung zu sein scheint.

Es wird der Nachweis der Differenzierung und allmählichen Regression der Photorezeptoren erbracht. Bei Lampetra planeri sind die mit Zapfen vergleichbaren Photorezeptoren typisch. Bei Lacerta muralis wird eine Pluralität der dem sensorischen Typus angehörigen Zellen festgestellt : wenige Photorezeptoren (Zapfentyp), rudimentäre Photorezeptoren in überwiegender Mehrzahl. Bei anderen Lacertiliern prädominieren ebenfalls rudimentäre Photorezeptoren (Anguis, Tarentola, Chalcides). Das Vorhandensein rudimentärer Photorezeptoren wird durch den Beweis einer regressiven Orthogenese, die die lichtempfindlichen und nervenübertragenden Zellpole befällt, gerechtfertigt. Bei der Schildkröte Testudo hermanni und Vögeln (Pica, Coturnix, Vanellus, Sturnus, Turdus) wurden ausschließlich rudimentäre Photorezeptoren gefunden.

Betrachtet man das sensorische, für die Übertragung der Photostimuli in den Epithalamus verantwortliche efferente Nervensystem, so bemerkt man eine gute Differenzierung der ganglionären Elemente, sowie der Axone des Tractus pinealis (Homolog des Nervus opticus) bei Lampetra. Aber von den Lacertiliern ab (Lacerta) ist eine quantitative Rückbildung der Nervenzellen und der Axone des Tractus pinealis offensichtlich und steht im Einklang mit der der Photorezeptoren.

Außerdem sind die für die Reizübertragung in die Nervenzellen verantwortlichen synaptischen Verbindungen vom Typus "Synapsenband" typisch beim Petromyzonten. Von den Lacertiliern ab bilden sie sich zurück und sind bei den Vögeln nicht mehr aufweisbar. Diese Tatsache steht in Beziehung zu der Unabhängigkeit der rudimentären Photorezeptoren von den Nervenzellen. Nichtsdestoweniger zeigen gewisse Reptilien und Vögel untypische "synaptische" Merkmale.



Diese Ergebnisse, in ihrer Gesamtheit gesehen, erlauben heute die Feststellung, daß die lichtempfindliche Funktion relativ gut beim Petromyzonten und anderen Anamnioten (Fische, Amphibien : Untersuchungen anderer Autoren) entwickelt ist. Bei den hier in Betracht gezogenen Reptilien ist die sensorische Funktion nur noch residual bei gewissen Lacertilierarten erhalten. Es wird angenommen, daß sie bei den Vögeln sehr zurückgebildet oder höchstwahrscheinlich ganz abhanden gekommen ist.

Andererseits blieb die Frage zu lösen, welcher Zelltyp für die Synthesis und die Reserve der Aktivstoffe verantwortlich ist. Die Ultrastrukturuntersuchungen erlauben bei den Photorezeptoren von Lampetra, bei den rudimentären Photorezeptoren der Sauropsiden und bei den Pinealocyten der Schlangen und der Säugetiere Merkmale einer sekretorischen Tätigkeit festzustellen, für die das Entstehen elektronendichter Granula im Golgi-Apparat ein Beleg ist. Diese Granula wandern in den synaptischen oder unsynaptischen Endausläufer der Zellen des sensorischen Typus. Diese Zellfüße weisen eine vaskuläre Polarität auf und die Exkretionsmodalitäten werden in Betracht gezogen. Aber bis jetzt gelang es nur, bei Lacerta Serotonin (5-Hydroxytryptamin) in den rudimentären, sekretorischen Photorezeptoren zu identifizieren (Technik nach Falck u. Hillarp, pharmakologische Untersuchungen). Hypothesen über die mögliche Indolnatur der Sekretion bei den übrigen untersuchten Tieren sind in Erwägung gezogen.

Bei den Lacertilien und den Vögeln werden im perivaskulären Raum und im Epiphysenepithel afferente Axonendungen nachgewiesen, die ähnliche Merkmale wie die des autonomen Nervensystems aufzeigen (elektronenmikroskopische Untersuchungen, histochemische Technik nach Falck und Hillarp, pharmakologische Untersuchungen). Die Lokalisierung der Perikarien solcher Fasern und ihrer eventuellen Rolle bei der Kontrolle der Epiphysenfunktion standen zur Diskussion. Keinerlei axonosomatische Synapsen konnten nachgewiesen werden.

Aus der Gesamtheit der Ergebnisse wird die Auffassung einer sensorischen Reihe oder Serie festgehalten. Die Photorezeptoren verwandeln sich allmählich, und hauptsächlich von den Sauropsiden an, in rudimentäre Photorezeptoren, die ihrerseits, von den Schlangen und Säugetieren ab, den Pinealocyten Platz machen. Aber die Möglichkeit wird erwogen, alle diese Zelltypen bei ein und derselben Gattung (Auffassung der Pluralität) in Verbindung mit einer allmählichen Transformation aufzufinden. Infolgedessen wird eine für jede Zellart von einer Definition begleitete Klassifizierung der Zelltypen vorgeschlagen.

Es wird die Ansicht vertreten, daß die Zellen der sensorischen Reihe eine primäre Rolle bei der Bestimmung der eigentlichen Funktion jeden Pinealorgans spielen.

## INTRODUCTION.

"From a comparative consideration of the pineal gland, it is obvious that the morphological crux of the problem lies in its transformation from sense organ to gland. In the analysis of this problem, a possible solution might be found on a broader, comparative basis. Knowledge of the progressive and regressive processes in ontogeny and phylogeny is of more than theoretical interest because it may provide the basis for avoidance of difficulties in the selection of experimental species. To understand the nature of an individual pineal form, cytological criteria are necessary".

A. OKSCHE, 1965.

A l'exception de quelques espèces (Myxine glutinosa, Torpedo ocellata et marmorata, Crocodylia, Dasypus villosus et novemcinctus, Phocaena communis, Manis javanensis, Bradypus, Tamandua tetradactyla, Myrmecophaga jubata, Delphinus longirostris, Lagenorhynchus obliquidens, Balaenoptera borealis - Studnička, 1905; Bargmann, 1943; Oksche, 1965) l'organe pinéal, ou épiphyse du plafond diencéphalique, est permanent dans les différentes classes de Vertébrés.

L'épiphyse n'est pas une formation unique, mais d'autres dérivés pariétaux peuvent l'accompagner (Fig. 1). On parle dans ces cas d'organes rostral et caudal. Grâce à l'importante étude morphologique de Studnička (1905) - Fig. 1 - on sait que, chez les Pétromyzontoides (de même que chez certains Poissons), il existe un organe pinéal caudal et un organe parapinéal rostral. Chez les Anoures (Fig. 1), à côté de l'épiphyse intracrânienne, on trouve un organe frontal placé sous le tégument. Les Urodèles seraient nantis d'une seule épiphyse. Chez les Lacertiliens, l'organe pariétal ou encore 3ème oeil est inclus dans l'ossature pariétale et occupe une position rostrale par rapport à l'épiphyse intracrânienne caudale (Fig. 1). Les Chéloniens, les Ophidiens, les Oiseaux et les Mammifères possèdent, tout au moins à l'état adulte, une seule épiphyse (Fig. 1). Plus particulièrement chez les Vertébrés, autres que les Mammifères, les dérivés pariétaux ont des connexions nerveuses avec l'épithalamus (Fig. 1).

A la fin du XIXème siècle et au début du XXème siècle, on acceptait généralement que l'organe pinéal, siège de l'âme de Descartes, n'était qu'une sorte "d'oeil" chez les Amniotes (comparable sur de nombreux points à l'organe frontal des Anoures ou encore à l'organe pariétal de certains Lacertiliens) qui subissait au cours de la phylogénèse une transformation remarquable pour aboutir à la glande pinéale des Mammifères. Dans le cadre de ce

FIGURE 1.

SCHEMAS DE LA REGION PARIETALE ET DES ORGANES PARIETAUX CHEZ DIFFERENTS

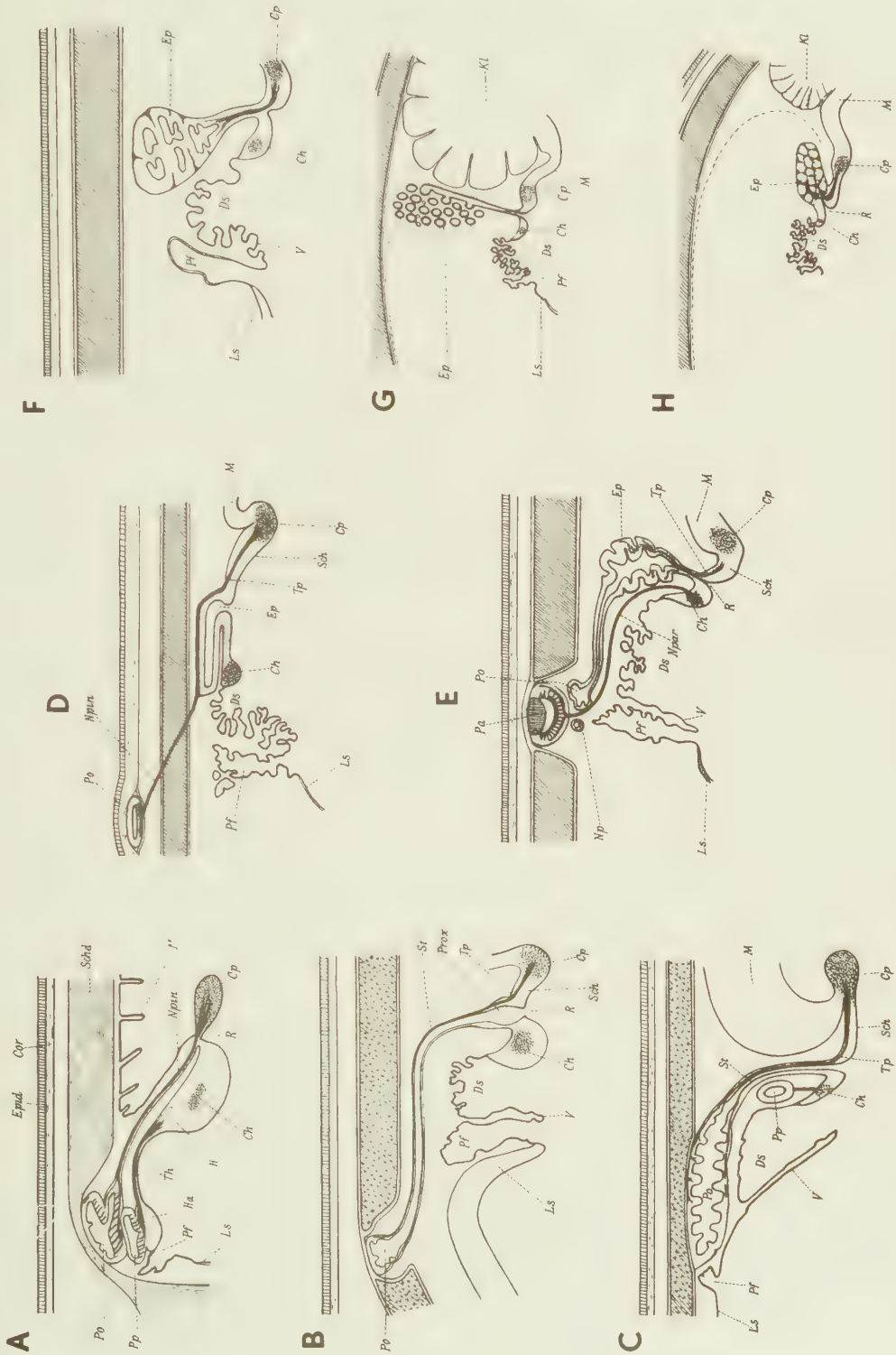
VERTEBRES.

SECTIONS SAGITTALES (Studnička, 1905).

A : Petromyzon; B : Elasmobranches; C : Téléostéens; D : Anoures; E : Sauriens; F : Ophi-  
diens; G : Oiseaux; H : Mammifères.

Ch : commissure habénulaire (H) supérieure; Cor : Derme; Cp : commissure postérieure; Ds :  
sac dorsal; Ep : épiphyse (organe pinéal); Epid : épiderme; Ha : ganglion habénulaire antérieur; Kl :  
cervelet; Ls : lamina supraneuroporica; M : mésencéphale; Np : organe pariétal accessoire; Npar :  
nerf pariétal; Npin : tractus ou nerf pinéal; Pa : oeil pariétal; Pf : paraphyse; Po : organe pinéal  
et organe frontal (vésicule pinéale terminale); Pp : organe parapinéal; Prox : région proximale de  
l'organe pinéal; R : récessus pinéal; Sch : région connective; Schd : neurocrâne; St : tige de l'organe  
pinéal; Th : tractus habénulaire; Tp : tractus pinéal; V : velum transverse.





travail, il n'est pas possible de rendre compte des excellents travaux anciens et plus récents qui ont conduit à ces idées. De très bonnes mises au point auxquelles le lecteur pourra se reporter (Studnička, 1905; Tilney et Warren, 1919; Gladstone et Wakeley, 1940; Bargmann, 1943; Kitay et Altschule, 1954; Thiéblot et Le Bars, 1955; Moreau, 1964; Ariëns Kappers et Schadé, 1965; Arvy, 1966; Jouan, 1968) font le point des connaissances dans les domaines de l'anatomie de la physiologie et de la biochimie épiphysaire. Ces ouvrages nous épargneront de nombreuses redites.

Les études morphologiques soulignèrent que l'épiphyse était vésiculaire ou sacculiforme chez les Anamniotes (Fig. 1) et pouvait communiquer avec le troisième ventricule. L'existence de cellules sensorielles - comparées aux bâtonnets rétiens -, de cellules ganglionnaires et d'un tractus nerveux dirigé vers l'épithalamus, rendait bien compte dès le début du siècle des caractères sensoriels de l'organe pinéal des Vertébrés inférieurs. Par contre, chez les Lacertiliens et les Chéloniens, les données sont plus incertaines et une fonction sensorielle et sécrétoire est plus admise que démontrée. Alors que, dans ces deux groupes, l'épithélium épiphysaire est d'aspect sacculiforme et godronné (Fig. 1), chez les Oiseaux et les Ophidiens (Fig. 1), l'organe bien vascularisé montre tous les intermédiaires entre une structure creuse et compacte en passant par les stades lobulaires et folliculaires. Chez ces Sauropsidés, l'aspect glandulaire est généralement admis. Les travaux de Foa (à partir de 1912) chez l'Oiseau représentent le point de départ des recherches sur la fonction antigonadotrope épiphysaire. Enfin chez les Mammifères, l'épiphyse compacte, bien vascularisée et innervée, présente les aspects caractéristiques d'une glande endocrine : c'est la glande pinéale. Les gros efforts accomplis surtout depuis dix ans étayaient de jour en jour cette conception.

Il n'en demeure pas moins vrai que bien des problèmes restent à résoudre et que la responsabilité des principes actifs de l'organe pinéal fait encore l'objet de controverses (CHAPITRE V).

De tous les organes sensoriels ou endocriniens, l'organe pinéal est de toute évidence celui qui enregistre le plus grand retard. Ce retard tient à l'insuffisance de connaissances de ses caractères cytologiques, engendrée vraisemblablement par sa complexité et son extraordinaire évolution. On a peut-être eu tort de le considérer parfois comme une formation accessoire ou rudimentaire. Il n'est pas improbable que l'orientation de certaines recherches s'inspirent des données du complexe hypothalamo-hypophysaire, soit à réviser (Jouan, 1968).

Au départ de nos propres recherches, chez les Oiseaux dont l'orientation physiologique avait notre préférence, une meilleure connaissance cytologique de l'épiphyse s'imposait. En effet, la fonction intrinsèque de l'organe posait de nouveaux problèmes à la suite des recherches de Quay et Renzoni (1963); l'activité sécrétoire reste admise sans être démontrée et une activité sensorielle est soupçonnée.

Mais l'évolution de l'organe, chez les Vertébrés, est très mal connue dans ses modalités de détail. Aussi l'étude des Oiseaux nous plaçait dans une situation comparable à celle du lecteur d'un roman qui amorce le 5ème chapitre en n'ayant pris connaissance que du 3ème et du 6ème chapitre (à rapporter aux connaissances modernes sur les Anoures et les Mammifères). En effet, les recherches ultrastructurales d'Oksche et Vaupel-von Harnack (1963), Eakin et coll. (1963), Kelly et Smith (1964), Kelly (1965) contribuaient, pour les Anoures, à redonner un nouvel essor. Chez les Reptiles, avec Stevn (1960), Vivien (1964 a, b, c; 1965), les études restaient préliminaires. Par contre, les recherches de Milfosky (1957; 1958) et d'Ariëns Kappers (1960), Ariëns Kappers et Schadé (1965) représentaient le point de départ d'une étape nouvelle dans la connaissance des Mammifères.

L'ensemble de ces faits explique que notre choix se soit porté sur les Cyclostomes, les Reptiles, les Oiseaux et accessoirement les Mammifères. En effet, les relations existant entre les cellules sensorielles des Anamniotes et les pinélocytes des Ophidiens et des Mammifères restent incomprises. Si des rapports de phylogénie existent, il est possible d'entrevoir les nombreuses conséquences qui en découlent. Avec le Congrès d'Amsterdam organisé par Ariëns Kappers et Schadé (1963, publié en 1965), on était conduit à penser que les carences chez les Cyclostomes et les Sauropsidés permettraient, grâce aux investigations futures, de répondre à un certain nombre de problèmes. L'activité sécrétoire de l'épiphyse

des Vertébrés n'avait jusqu'en 1965 reçu de preuves cytologiques évidentes que grâce à Vivien (1964 a, 1965), par l'étude des pinéaloctes de Tropidonotus. La place du pinéaloctes dans le contexte phylétique n'était pas résolue. La possibilité d'une activité sécrétoire au niveau de cellules de type photorécepteur était inconnue. Les cellules ganglionnaires, responsables de la conduction des stimulus photiques transmis par les cellules sensorielles, n'étaient identifiées en microscopie électronique que chez Rana (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963, 1965). Les connexions synaptiques sont insuffisamment définies.

Au départ des recherches (1965) qui sont présentées ici, nous faisons nôtre l'hypothèse de Bargmann (1943), parallèlement à Oksche et Vaupel-von Harnack (1966) :

"Avec la transformation de l'épiphyse en organe compact traversé de capillaires, se transforme également la structure des cellules épiphysaires : les cellules sensorielles deviennent avec la perte de leur partie réceptrice, les cellules pinéales des Mammifères. Elles perdent leurs structures polaires ...".

D'une façon très schématique, on pense qu'un organe sensoriel est constitué de deux sortes d'éléments primordiaux sur le plan fonctionnel : il s'agit de récepteurs ou cellules sensorielles de type photorécepteur dans le cas de l'épiphyse et d'éléments conducteurs des stimulus dans le système nerveux central (ici épithalamus : Studnička, 1905; Ariëns Kappers, 1965, 1967) représentés par des cellules ganglionnaires (Fig. 2).

Mais la cellule photoréceptrice reste la plus différenciée : elle présente une organisation bipolaire, caractérisée par des adaptations à la photoréception et à la transmission de l'excitation. Le pôle récepteur ou segment externe transforme l'énergie rayonnante en énergie chimique et le pôle neurotransmetteur ou pédicule synaptique communique l'information reçue et transformée aux cellules ganglionnaires. Pour définir encore une bonne photosensibilité, il faut établir la présence de synapses avec les dendrites des cellules ganglionnaires (Fig. 2). L'existence de telles cellules ganglionnaires et de leurs axones constituant le tractus pinéal (pénétrant dans l'épithalamus) doit être garantie. Ce type d'innervation est considéré comme efférent (Fig. 2) : c'est l'homologue du nerf optique des yeux latéraux, défini comme afférent (par rapport au système nerveux central). Enfin, avec Kelly et Smith (1964), on peut considérer l'existence d'une innervation afférente de rétroaction ("feed-back") dont les axones d'origine inconnue contrôlèrent le fonctionnement des photorécepteurs (Fig. 2).

Si l'organe tend à devenir essentiellement glandulaire avec les Amniotes, comment expliquer une telle transformation ?

Deux hypothèses s'imposent :

- Soit les éléments impliqués dans la fonction sensorielle (potorécepteurs et cellules ganglionnaires) disparaissent et un autre type cellulaire prend le relais fonctionnel : par exemple, les cellules "interstitielles" de type épendymaire équivalentes des cellules de Müller de la rétine des yeux latéraux.

- Soit les éléments récepteurs et conducteurs qui étaient impliqués dans la fonction sensorielle des Anamniotes persistent dans l'échelle des Vertébrés mais sont affectés d'importantes transformations (Bargmann, 1943). Si la fonction sensorielle régresse avec les Amniotes, il faut alors démontrer les importantes modifications affectant les pôles récepteurs et neurotransmetteurs des cellules sensorielles (Fig. 2). Vraisemblablement, les connexions synaptiques entre éléments sensoriels et cellules ganglionnaires ne se trouvent plus justifiées (Fig. 2). De la même façon, la présence d'éléments nerveux constituant l'innervation efférente ne trouve plus sa place sur le plan fonctionnel et une régression qualitative ou quantitative est à envisager (Fig. 2). Si l'organe est endocrinien, il faut apporter les preuves cytologiques et histochimiques de la ou des cellules responsables de la synthèse des principes actifs. Enfin, avec Ariëns Kappers (1960, 1965, chez les Mammifères), on peut imaginer que, déjà, chez les Sauropsidés, une innervation afférente autonome contrôle les synthèses et sécrétions épiphysaires - à côté, peut-être, d'un système de rétroaction comme il a été suggéré antérieurement (Fig. 2).

Ces considérations schématiques laissent entrevoir la complexité du problème, son intérêt théorique et physiologique et enfin sa diversité lorsque sont considérées les phases de



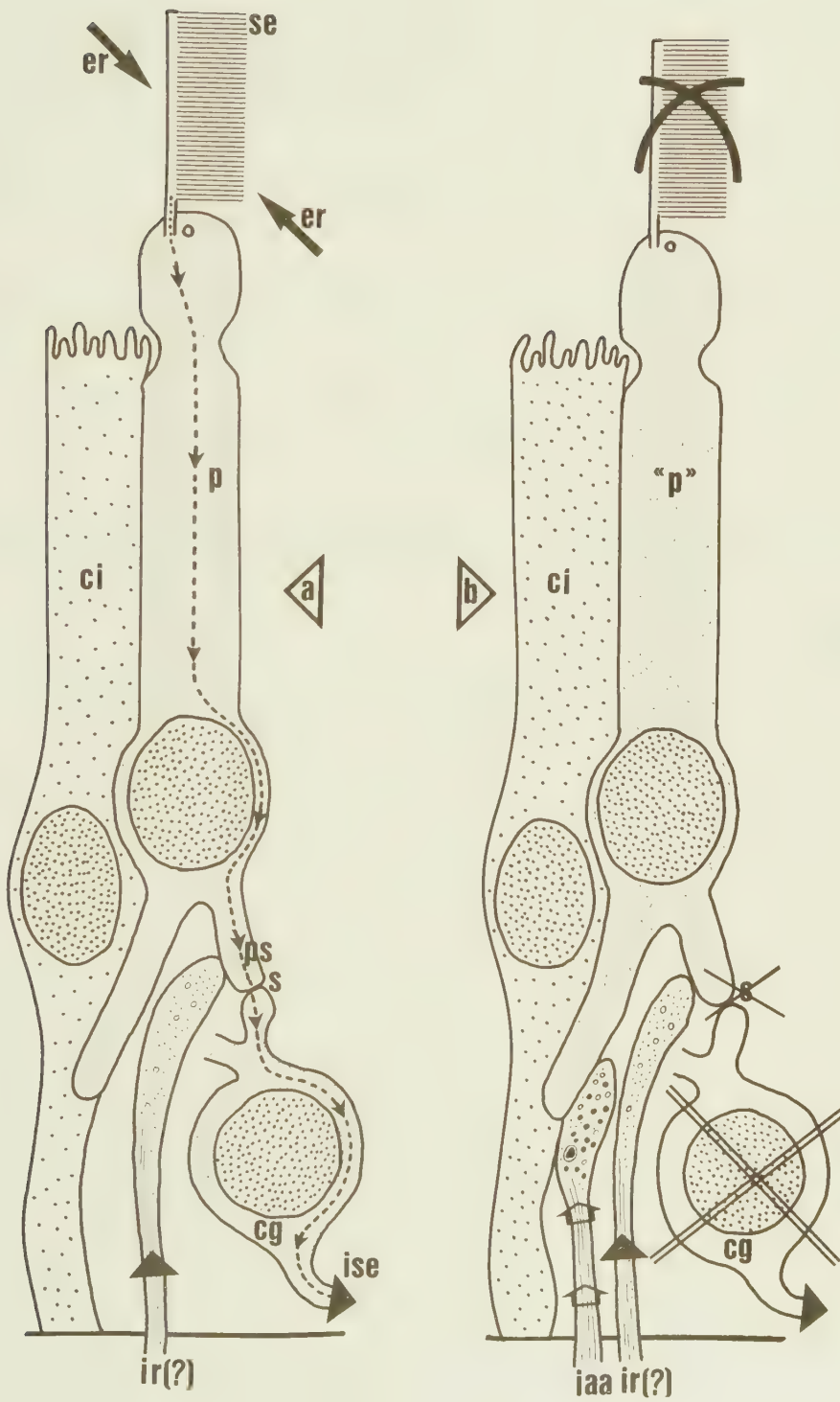
FIGURE 2.

HYPOTHESE DE LA CONTINUITE DES "PHOTORECEPTEURS" DANS L'ORGANE PINEAL DES  
VERTEBRES (VOIR INTRODUCTION).

a : Coupe schématique des types cellulaires dans un organe pinéal supposé sensoriel.

b : Coupe schématique des types cellulaires dans un organe pinéal ayant perdu la fonction sensorielle. Les éléments barrés indiquent les transformations possibles dans le sens d'une orthogénèse régressive.

Cg : cellule ganglionnaire; Ci : cellule "interstitielle" de type épendymaire; Er : énergie rayonnante; Iaa : innervation afférente autonome; Ir : innervation de rétroaction ("feed-back"); Ise : innervation sensorielle efférente; P et "P" : cellule de type photorécepteur; Ps : pédicule synaptique (pôle neurotransmetteur); Se : segment externe (pôle photorécepteur); S : synapse.



transition qui ont conduit à la fameuse mutation épiphysaire.

Enfin, l'épiphyse est-elle une sorte d'"oeil" qui se transforme en glande ou bien un "oeil" glandulaire qui perd sa fonction sensorielle pour devenir exclusivement glandulaire ?

Répondre à ces problèmes, nécessite pour aboutir à des interprétations valables, des études comparées cytophysiologiques, biochimiques et physiologiques. Les recherches en microscopie électronique doivent contribuer à apporter le maximum de précisions sur la fonction intrinsèque de chaque type d'épiphyse, tout en considérant les apports les plus récents en biochimie et en physiologie.

Notre contribution antérieure (1966-1969) a fait l'objet de plusieurs publications qui pouvaient donner l'impression d'une certaine disparité. En fait, notre fil conducteur a toujours été d'interpréter la régression de la fonction sensorielle et d'identifier l'activité sécrétoire.

Une synthèse s'imposait donc. Elle fait l'objet de ce présent Mémoire dans lequel une contribution à plusieurs problèmes fondamentaux est tentée. L'hypothèse du maintien et de la régression qualitative des cellules sensorielles, les conséquences directes de cette transformation justifient les parties principales de ce travail, à savoir :

- Différenciation et régression des cellules de type photorécepteur.
- Différenciation et régression de l'innervation efférente sensorielle.
- Activité sécrétoire.
- Innervation autonome afférente.

N'ayant trouvé, actuellement, aucune justification de la présence d'un système de rétroaction pouvant, parallèlement à l'innervation autonome afférente, contrôler la fonction épiphysaire, aucune place ne lui sera réservée dans cet exposé. Son éventuelle existence ne peut être cependant réfutée.

Enfin, ces investigations n'ont pas la prétention de saisir chacune des étapes phylétiques de l'organe pinéal. Quelques exemples ont simplement permis d'en définir les phases importantes.

L'enquête bibliographique a été arrêtée le 15 Juillet 1969.



## CHAPITRE PREMIER.

### MATERIEL ET TECHNIQUES.

#### I. - MATERIEL.

Pour l'essentiel de ces recherches, nous avons fait appel à des Vertébrés sauvages. Les captures ont eu lieu principalement dans le département du Puy-de-Dôme. Néanmoins, un certain nombre de genres ont été achetés dans le commerce.

##### - La Lamproie de Planer : Lampetra planeri (BLOCH.).

Grâce au diplôme d'études supérieures de Bayeul (1966), il nous a été permis de trouver en abondance cette espèce. L'identification est faite à partir des données de Mac Donald (1958) et de Bayeul. Les larves ont été collectées, à la fin de l'automne et en hiver, dans la Morge, à proximité de Saint-Myon (P. de D.). La récolte est faite sur la rive "dans une vase particulièrement fétide et noire". Les individus atteignent une longueur (extrémité tête-queue) de 10 à 15,5 cm. De rares adultes sont capturés dans les mêmes conditions en février, mars. Par contre, au début du printemps 1968, il a été possible de se procurer de nombreux adultes au moment de la reproduction. Ils sont amenés au laboratoire dans un aquarium bien oxygéné dont le fond est rempli de 7 à 8 cm de vase. Les animaux sont sacrifiés peu de temps après la capture.

##### - Le Lézard vert et le Lézard des murailles : (Lacerta viridis (LAURENTI) et Lacerta muralis (LAURENTI)).

Tous les animaux étudiés étaient adultes. Plus de quatre cents individus ont été utilisés pour les études cytologiques et expérimentales.

Une centaine d'individus proviennent d'une station d'élevage du Midi de la France. Tous les autres sont d'origine locale : ils ont été capturés dans les environs de Montpeyroux (P. de D.) et de Pont-du-Château (P. de D.). Après la capture, les Lacertiliens sont placés dans de grandes cages, dont le fond est couvert de mousse (5-6 cm) régulièrement humidifiée. La nourriture est à base de proies vivantes : asticots, mouches, vers de terre, petits escargots et limaces. Les cages sont placées à l'extérieur. Les animaux locaux sont utilisés dès que possible après leur capture.

##### - L'Orvet : Anguis fragilis (LINNE).

Trente individus proviennent du Midi de la France ou bien sont d'origine locale. Lorsqu'ils ne sont pas sacrifiés immédiatement, ils sont élevés comme le genre Lacerta (nourriture à base de vers de terre et de petits gastéropodes).

- La Tarente : Tarentola mauritanica (LINNE).

Ces geckos du Midi méditerranéen, à moeurs nocturnes, ont été sacrifiés après une période d'élevage de deux semaines à cinq mois. Ils furent nourris essentiellement à base d'asticots et d'insectes.

- Le Seps : Chalcides striatus (CUVIER).

Cette espèce provient du Midi de la France. Ils ont été sacrifiés quelques jours après la réception à Clermont-Fd.

Les animaux ont semblé s'adapter parfaitement aux conditions de captivité. Le pourcentage de morts au printemps et en été est très réduit.

- La Vipère aspic : Vipera aspis (LINNE).

Nos études ont porté sur des embryons, aux différents stades de développement (printemps et été 1966). Les adultes proviennent, pour la plupart, de la région de Saint-Germain-Lembron (P. de D.). Quelques adultes seulement sont étudiés, peu de temps après leur capture.

- La Tortue d'Hermann : Testudo hermanni (GMELIN).

Cette espèce provient d'un élevage du Midi de la France. Les individus sont utilisés en période d'hibernation (10 exemplaires), ayant dépassé le stade de la maturité sexuelle).

Parmi les Oiseaux ont été étudiés :

- La Pie : Pica pica (LINNE).

Tous les exemplaires embryonnaires ou immatures proviennent des environs de Clermont-Fd., à la suite de dénichages qui se sont étalés sur cinq années. Ainsi plus de deux cents individus ont servi à nos recherches.

- Le Canard : Anas platyrhynchos (LINNE).

Uniquement des embryons, dont le développement a été assuré en étuve à 38°5, font l'objet de cette étude.

- Le Vanneau : Vanellus vanellus (LINNE).

Un seul individu, blessé à une aile par un chasseur, a été sacrifié le lendemain de sa capture. Cet exemplaire était âgé au moins d'un an.

- L'Etourneau : Sturnus vulgaris (LINNE) et la Grive : Turdus ericetorum (TURTON).

Quinze exemplaires sont pris au filet, en automne et hiver, au cours de sorties ornithologiques. Ils sont déterminés comme adultes.

- La Caille : Coturnix coturnix japonica (TEMMINCK et SCHLEGEL).

Les six exemplaires étudiés au microscope électronique âgés de trois semaines, proviennent de l'élevage de M. le Professeur Lutz.

En ce qui concerne les Mammifères :

- Le Rat de laboratoire : Rattus norvegicus (BERKENHOUT) - Races Scherman ou Wistar.

Embryons ou immatures, nous sont fournis par l'I.N.R.A. de Theix (Puy-de-Dôme)

- Le Hamster : Mesocricetus auratus (WATERHOUSE).

Immatures ou adultes proviennent d'un élevage du laboratoire de Biologie animale.

Cependant, parmi l'ensemble de ces Vertébrés, seules quatre espèces ont tout particulièrement retenu notre attention. Les autres nous ont permis d'effectuer des contrôles ou d'élucider quelques points obscurs.

En fait, les recherches les plus approfondies portent essentiellement sur le matériel qui nous a paru être le plus favorable, à savoir pour :

- les Cyclostomes : Lampetra planeri.
- les Reptiles : Lacerta viridis et muralis.
- les Oiseaux : Pica pica.

Cependant les études comparées nous ont été fort utiles.

## II. - PRELEVEMENT DE L'ORGANE PINEAL.

Tous les animaux sont sacrifiés par décapitation. Le prélèvement nécessite des précautions et manipulations variées qui sont fonction des études poursuivies (topographiques ou cytologiques) et de la taille de la tête des animaux. Ainsi, chaque groupe d'animaux nécessite la mise au point d'une technique particulière dont le détail des manipulations ne peut être abordé ici. Dans les études topographiques, on prélève soit la tête soit une portion de la tête (Lampetra ou embryon d'Oiseau et de Mammifère, petits Lacertiliens). Pour les Lacertiliens, où le crâne est ossifié, un traitement de décalcification est nécessaire. Lorsqu'une portion de cerveau accompagnant l'épiphyse est suffisante, on procède par des incisions (lames de rasoir et ciseaux) parallèles et perpendiculaires au plan sagittal, en veillant toujours à ne pas créer de perturbations telles que des ruptures de tractus nerveux. Parfois (cas de Testudo) l'intervention à la fraise est nécessaire.

Le prélèvement de l'épiphyse seule est fait après incision parallèle au plan sagittal et intervention latérale, sous contrôle de la loupe binoculaire Zeiss. Avant la dissection fine, l'organe pinéal est arrosé de liquide fixateur (avec l'habitude, cette opération ne dure que de 30 à 60 secondes).

## III. - MICROSCOPIE PHOTONIQUE.

### A - TECHNIQUES TOPOGRAPHIQUES :

Les pièces sont fixées par les mélanges suivants : liquide de Bouin, Bouin-Hollande-sublimé, formol neutre 5-10 % en solution dans l'eau ou tampon, mélanges de Helly et de Carnoy. Le Bouin-Hollande-sublimé qui nous a donné des résultats satisfaisants a été le plus régulièrement utilisé. Les blocs inclus à la paraffine selon les procédés de routine sont débités en coupes de 5 à 10  $\mu$ .

Les coupes sont alors colorées par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain ou de Regaud-éosine, le polychrome bleu de Unna, le trichromique de P. Masson, l'azan de Heidenhain.

Pour les études cytologiques de l'épiphyse uniquement, la double fixation glutaraldéhyde-OsO<sub>4</sub> (voir ultérieurement) et l'inclusion à l'épon suivies de coupes semifines ont donné des résultats d'une grande finesse surtout après une coloration au bleu de toluidine (d'après M. Mazzuca; communication personnelle). Par cette méthode, lorsque le complexe pinéal est de petites dimensions, comme c'est le cas de Lampetra, il est possible d'analyser avec succès les relations du complexe avec le système nerveux central.

Pour les recherches sur l'innervation effectuées principalement chez Lampetra et Lacerta, on a choisi la technique d'imprégnation argentique de Bodian ou Bodian-Ziesmer actuellement la plus usitée dans les recherches sur l'épiphyse. Les colorations au bleu de toluidine, suivies d'un contrôle en microscopie électronique ont été également très précieuses.



## B - TECHNIQUES HISTOCHIMIQUES.

1 - La mise en évidence des neurosécrétions a été tentée après une fixation au Bouin-Hollande-sublimé. Les colorations à l'hématoxyline chromique-phloxine (méthode de Gomori), à la fuchsine-paraldéhyde de Gabe (voir Gabe, 1967) sont utilisées.

2 - La recherche des dérivés indoliques et des catécholamines a été opérée selon certaines techniques classiques de coloration des cellules entérochromaffines et par celles, récentes, de la fluorescence ultraviolette.

- a) Recherche des dérivés indoliques par les méthodes des cellules entérochromaffines (Lison, 1960; Barka et Anderson, 1965; Martoja et Martoja, 1967); (fixation au formol neutre, ou à la glutaraldéhyde 6 %, tamponnée selon Sørensen (pH : 7.4) .

. Réaction argentaffine (procédé de Masson, 1914) aux sels d'argentamine. Le liquide de Fontana est préparé selon Lison (1960). Les préparations sont traitées de 2 à 24 heures, dans ce même liquide. Elles sont ensuite fixées, pendant 1 à 3 minutes, par l'hyposulfite de sodium à 5 %.

. Démonstration par le diazo de la safranine. Procédé de Lillie, Burtner et Henson, 1953. La safranine O (0,36 gr) est mélangée à 6 ml d'eau distillée et 3 ml de ClH. On refroidit à 4°C et on ajoute 1 ml de nitrite de sodium à 6,9 %. On maintient à 4°C pendant 15 minutes. La solution qui devient bleue est utilisée dans les minutes qui suivent. 1 ml de cette solution est mélangé à 40 ml de phosphate disodique à 1,42 % refroidi à 4°C. Les préparations sont alors plongées 5 minutes dans ce liquide et lavées trois fois 5 minutes dans le ClH 0,1 N. Après un lavage dans l'eau distillée, elles sont montées dans une résine synthétique.

. Copulation avec un sel de diazonium à pH alcalin. Technique de Lison (1931), variante de Gomori (1958). Les préparations sont plongées dans une solution de 5-nitroanisidine (Fast Red Salt-B de Gurr) à 0,1 % dans un tampon véronal à pH 9,2, pendant 30 secondes à 1 minute.

. Réaction de condensation par le p-diméthylaminobenzaldéhyde (Adams, 1957). Les coupes sont rincées dans l'alcool et séchées 30 à 40 secondes. Elles sont alors colodionnées puis transférées dans le DMAB (5 % dans le ClH). Durée : 1 minute. Elles sont traitées 1 minute dans le nitrate de sodium (1 %) dans l'acide chlorhydrique concentré. On rince dans l'alcool absolu et on lave pendant 30 secondes sous le robinet. Puis, on déshydrate et on monte selon les procédés habituels.

- b) Démonstration des dérivés indoliques (5-HT = 5-hydroxytryptamine, sérotonine) et des catécholamines (CA) par la fluorescence ultraviolette induite après un traitement à la formaldéhyde (selon Falck, Hillarp et coll., 1962; Falck et Owman, 1965).

Après dissection d'une partie du cerveau, comprenant l'épiphyse, les pièces sont plongées dans le propane liquide (une trentaine de secondes) puis dans l'azote liquide où elles séjournent pendant 5 à 10 minutes. Elles sont alors déposées sur la platine du "Speedivac-Pearse Tissue Dryer, Model 1" (manipulations faites au laboratoire du Professeur Barry, Lille, ou au laboratoire de Biologie animale de Clermont-Ferrand) pendant 18 heures à 3 jours, pour lyophilisation ( $T^{\circ} = -40^{\circ}\text{C}$ ). La déshydratation terminée, les pièces sont traitées aux vapeurs de paraformaldéhyde Merck, pendant 1 h 15 à 3 h, à une température de  $+80^{\circ}\text{C}$ . Elles sont ensuite incluses sous vide dans le "Speedivac" grâce à de la paraffine préalablement traitée sous vide. Les blocs sont alors sectionnés en coupes de  $10\text{ }\mu$ , montées dans l'Entellan (Merck) et observées au grand microscope à fluorescence Zeiss (Faculté de Médecine de Lille) ou au microscope Ortholux-Orthomat-Leitz (Laboratoire de Biologie animale de Clermont-Ferrand) équipé de filtres BG<sub>12</sub> et K<sub>530</sub>. Les variations de fluorescence sont appréciées grâce aux films Anscochrome 500 Daylight 135/120 et Kodak Rayoscope RY 135-50.

Autofluorescence : les pièces subissent le même traitement que précédemment mais ne sont pas soumises aux vapeurs de formaldéhyde.

### 3 - Recherche du glycogène.

. Démonstration par la réaction à l'APS-dimédon : procédé de Bulmer (1959) (voir Lison, 1960).

. Démonstration par la réaction acide-chromique-Schiff (réaction de Bauer, 1949). (voir Lison, 1960).

Pour ces démonstrations, les pièces sont fixées au BHS, Carnoy, ou glutaraldéhyde. Des préparations de contrôle sont traitées par l'amylase.

### 4 - Recherches enzymatiques.

. Démonstration de la phosphatase acide :

L'incubation a lieu dans le milieu de Gomori modifié selon Miller (1962) et Miller et Palade (1964). Pour les incubations de contrôle, on utilise soit le milieu normal auquel on ajoute du fluorure de sodium, soit le milieu sans substrat.

## IV. - MICROSCOPIE ELECTRONIQUE.

### A - LA FIXATION.

Après la décapitation de l'animal, l'épiphyse mise à jour rapidement (moins d'une minute) est arrosée de fixateur, prélevée minutieusement et fixée par immersion. Lorsque l'organe est de taille relativement réduite, il est fixé avec les régions voisines du cerveau (exemple Lampetra, embryon d'Ophidien etc.). Lorsque la taille est relativement élevée, il est débité en morceaux plus ou moins nombreux (exemple : Oiseaux) qui sont ensuite classés selon les régions (pars distalis, intermedia, proximalis). L'aspect sacculiforme de l'épiphyse des Lacertiliens permet une fixation "in toto" sans dommage.

Fixateurs :

Ils sont toujours amenés à une température de + 4°C, avant usage.

- Le tétroxyde d'osmium à 2 % est tamponné selon Palade (tampon acétate-véronal) ou selon Sörensen (tampon phosphate 0,1 M). Le pH est ajusté à 7,2-7,4. Ces techniques que nous avons utilisées principalement au début de nos recherches ont donné des résultats moyens ou très médiocres, dans le cas des organes embryonnaires. La durée de fixation n'excède pas une heure.

- La glutaraldéhyde (Fisher Scientific Company) et surtout la glutardialdéhyde (Fluka) ont fourni les meilleurs résultats. Le tampon phosphate selon Sörensen (0,1 M, pH 7,2-7,4) additionné ou non de saccharose a donné des résultats réguliers. Les aldéhydes (solution mère : 50 % ou 25 %) sont ramenées à 2 % par le tampon. La solution est refroidie à + 4°C. Les pièces y sont alors immergées pendant une durée de 20 à 30 minutes (parfois jusqu'à 18 h), ensuite rincées plusieurs fois dans le tampon (durée du rinçage : 1/2 heure). Une post-fixation au tétroxyde d'osmium, pendant 1 heure 30, est réalisée dans les conditions qui ont été définies précédemment.

D'autres tampons ont également été utilisés : cacodylate, Millonig (1962), Caulfield (1957).

## B - L'INCLUSION.

Les pièces sont ensuite lavées pendant 1/2 à 1 heure dans le tampon qui est fréquemment renouvelé. Lorsque les manipulations l'exigent, certains éléments sont éliminés par dissection (cas des embryons) ou bien alors (cas de Lampetra) on donne au cerveau (ou partie de cerveau) une forme géométrique qui permettra ensuite une meilleure orientation. Dans certains cas, un enrobage préalable dans la gélose permet une orientation parfaite de la pièce à débiter.

Après déshydratation, les pièces sont incluses dans l'Epon 812 selon Luft (1961). Les manipulations de fixation et d'inclusion ont presque toujours été réalisées successivement. Un séjour prolongé dans l'alcool 70 s'est avéré néfaste. Les pièces ont été orientées selon l'exigence des manipulations.

## C - CONFECTION DES GRILLES ET CONTRASTE DES COUPES ULTRAFINES.

Les coupes ultrafines ou semifines ont été réalisées sur les microtomes Porter-Blum MT2 (Laboratoire de Zoologie et Biologie cellulaire) et depuis 1967 sur Reichert OMU2 (Laboratoire de Biologie animale). Des rasoirs de verre sont confectionnés manuellement. Le "Knife-maker" LKB a remplacé, ces deux dernières années, avantageusement, la méthode manuelle de confection des couteaux.

Les coupes, montées sur grilles, sont contrastées par :

- L'acétate d'uranyle, en solution aqueuse saturée (Watson, 1958).
- L'acétate de plomb (Millonig, 1961).
- Le citrate de plomb (Reynolds, 1963).

Les meilleurs contrastes sont obtenus par le double traitement : acétate d'uranyle - citrate de plomb.

Enfin, les grilles recouvertes d'un mince film de carbone, vaporisé sous vide, sont examinées aux microscopes électroniques Siemens Elmiskop I ou IA (à 80 KV) du Laboratoire de Zoologie et Biologie cellulaire de Clermont-Fd.

## D - LEGENDE DES PLANCHES.

### 1 - Abréviations.

Gl-Os-Ph : Double fixation à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium tamponné selon Sörensen.

Os-Ph : Fixation au tétroxyde d'osmium tamponné selon Sörensen.

Os-Palade : Fixation au tétroxyde d'osmium tamponné selon Palade.

"L = ... cm" : indique la longueur de l'animal. Pour Lampetra elle est comprise entre les extrémités rostrale et caudale. Pour les Lacertiliens "L" est la distance qui sépare l'extrémité rostrale du cloaque (la présence d'une queue complète étant facultative).

28 Mars (matin) : Des variations saisonnières ou nyctémérales pouvant entrer en ligne de compte; la date indique le moment où l'animal a été tué.

### 2 - Remarque.

Toutes les préparations ultramicroscopiques correspondant aux planches ont été contrastées par l'acétate d'uranyle aqueux saturé, suivi de citrate de plomb.



V - TRAITEMENTS PHARMACOLOGIQUES.

Les drogues ont été injectées par voie intrapéritonéale. Certaines d'entre elles nous ont été fournies gracieusement par les firmes CIBA, CHIBRET, ROCHE.

- Réserpine (Serpasil) - CIBA (Paris).
- Aramine (Métaraminol) - CHIBRET (Clermont).
- Iproniazide (Marsilid) - ROCHE (Paris).
- DL méta-tyrosine (Nutritional Biochemicals Corporation).



## CHAPITRE II.

### LES TYPES CELLULAIRES DE L'ORGANE PINEAL.

#### I. - IDENTIFICATION DES TYPES CELLULAIRES EN MICROSCOPIE OPTIQUE. VARIATIONS CHEZ LES VERTEBRES.

##### A - CYCLOSTOMES : *Lampetra planeri* (PETROMYZONTOIDE).

Sur la ligne médio-dorsale, en arrière de l'orifice nasal, on observe par transparence une tache blanchâtre localisée entre les yeux pairs : elle représente l'appareil pinéal. Il est constitué de deux vésicules superposées : l'organe pinéal (ou épiphyse) et l'organe parapinéal (le second étant situé sous le premier. Fig. 1 A). L'ontogénèse terminée, ces deux formations sont restées en rapport avec le diencephale dorsal, chacune grâce à un tractus nerveux.

Ce complexe n'est séparé du milieu extérieur que par des tissus mous et transparents, à savoir dorso-ventralement : épiderme et derme non modifiés, tissu mésenchymateux translucide. Il n'y a pas de cartilage susjacent; d'ailleurs, le neurocrâne reste très rudimentaire, surtout chez l'ammocète.

Les rapports détaillés entre ces deux formations seront analysés plus en détail ultérieurement (A. Meiniel, en préparation). Seul l'organe pinéal sera considéré dans ce travail. L'organe parapinéal, différent, fait actuellement l'objet d'autres recherches (A. Meiniel).

L'organe pinéal est une vésicule creuse aplatie dorso-ventralement (Fig. 1 A) présentant un aspect réfléchissant. La région caudale se prolonge par le tractus pinéal dont le trajet fait l'objet d'une étude particulière (Collin et Meiniel : en préparation).

L'examen en microscopie photonique permet de distinguer, comme chez d'autres Lamproies, une dualité structurale entre la région dorsale et la région ventrale (Fig. 1 A). La partie ventrale et latérale de la vésicule constitue une véritable cupule sensorielle (ou rétine) qui est coiffée dorsalement d'un épithélium "la pellucide" (Studnička, 1893). Le volume limité par ces deux couches épithéliales constitue la cavité ou lumière de l'organe.

A l'intérieur de la cupule sensorielle, plus particulièrement dans la région caudale, une lumière secondaire correspond à l'atrium (Studnička, 1893). En effet, comme il n'a pas été capturé de larves d'une taille inférieure à 10 cm, on peut penser que cette cavité secondaire (Fig. 1 A) représente un vestige de la région distale de la tige pinéale (futur tractus) qui était creuse au cours de l'ontogénèse (Studnička). Chez la Lamproie de Planer, l'atrium est situé en face du tractus pinéal et, contrairement à Geotria (Dendy, 1907), communique avec la lumière principale.



Ainsi, dans l'organe pinéal de Lampetra planeri, se distinguent quatre régions : la pellucide, la lumière primaire et l'atrium, la cupule sensorielle ou rétine et le tractus pinéal.

Il sera traité, ici, exclusivement de la cupule sensorielle.

Les coupes à la paraffine, colorées par les techniques classiques, ont indiqué la présence de cinq types de noyaux, au niveau de la cupule sensorielle, qui correspondent à cinq types cellulaires. Malheureusement, les contours cellulaires sont mal définis. Grâce à des coupes fines et semifines de matériel préparé pour la microscopie électronique et colorées au bleu de toluidine, ont été identifiés, avec certitude, les cinq types cellulaires suivants :

- 1 - Cellules sensorielles de type photorécepteur (Pl. I, 1, 3).
- 2 - Cellules "interstitielles" de type épendymaire à vacuoles cristallines et corps myéloïdes (Pl. I, 1).
- 3 - Cellules nerveuses ou ganglionnaires (Pl. I, 1, 2, 3, 4).
- 4 - Cellules à corps denses (corps résiduels) (Pl. I, 1, 3, 4, 6).
- 5 - Cellules satellites (Pl. I, 5, 6).

Un tissu conjonctif, s'intégrant dans la partie basale de la cupule (Dendy, 1907) est cependant inexistant.

Dans la cupule sensorielle, trois types cellulaires sont numériquement prédominants : types 1, 2, 3. Les cellules sensorielles et "interstitielles" hautes et grêles sont orientées dorso-ventralement, sauf au niveau des montants de la cupule où elles se superposent aux rayons. Il s'agit d'une rétine directe à l'inverse de celle des yeux latéraux.

#### 1 - Les cellules sensorielles (Pl. I, 1, 3).

Leurs contours se distinguent très bien à cause de leur aspect sombre (Pl. I, 1). Déliées (Pl. I, 1), elles occupent la majeure partie de la hauteur de la cupule et se prolongent dans la lumière par un renflement en massue appartenant au segment interne (Pl. I, 1). On reconnaît les quatre régions fondamentales d'un photorécepteur d'oeil latéral (Pl. I, 1), c'est-à-dire dorso-ventralement : segment externe, segment interne très long, corps cellulaire avec le noyau, pédicule basal ramifié (correspondant au pied ou sphérule). L'apex du segment interne qui émerge dans la lumière est riche d'un matériel réparti en grains et bâtonnets correspondant aux mitochondries de l'ellipsoïde (Pl. I, 1). Le segment externe polymorphe, d'aspect lamellaire, le surmonte et souvent l'encapuchonne. Cet empilement de lamelles (correspondant aux disques de la microscopie électronique) donne assez souvent des figures en cloche. De tels amas sont plus ou moins longs, onduleux et présentent également des figures concentriques (Pl. I, 1). A la limite de la lumière et de l'épithélium de la cupule, le segment interne se rétrécit et forme un isthme. Plus ventralement l'article interne, constituant le myoïde (Pl. I, 1), se renfle légèrement mais reste néanmoins très grêle. C'est seulement au niveau du noyau très sombre qu'il se dilate pour donner le corps cellulaire (Pl. I, 1, 3). Le corps cellulaire est situé dans la moitié basale de l'épithélium sensoriel (Pl. I, 1, 3). Enfin, au-delà de cette région, la cellule sensorielle se termine par le pédicule basal ramifié (Pl. I, 1). On n'a jamais réussi à suivre de telles ramifications jusqu'à la base de la cupule, c'est-à-dire la limitante basale. Les cellules sensorielles s'enchassent parmi plusieurs cellules "interstitielles" (Pl. I, 1).

#### 2 - Les cellules "interstitielles" de type épendymaire (Pl. I, 1, 3).

Quantitativement, c'est le type cellulaire le mieux représenté. Elles correspondent aux cellules de Müller de la rétine des yeux latéraux. Très hautes, elles définissent les limites internes et externes de la cupule sensorielle. Dans la région apicale (Pl. I, 1), elles sont de trois à quatre fois plus larges que les cellules sensorielles mais restent minces, néanmoins. La surface apicale est irrégulière (Pl. I, 1) à cause de la présence de nombreu-

ses microvillosités (vérifiées en microscopie électronique). On y trouve encore de rares cils. Le noyau - à un nucléole - et le cytoplasme sont relativement clairs, comparés aux cellules sensorielles. Dans les conditions d'observation, les noyaux se localisent dans le tiers médian de l'épithélium sensoriel. On les trouve à côté de ceux des cellules sensorielles ou plus fréquemment au-dessus. Si l'on en juge au nombre de noyaux, les cellules "interstitielles" sont bien plus nombreuses que les cellules sensorielles (un minimum de 3 ou 4 fois). Toute la région cytoplasmique supranucléaire (jusqu'à la bordure à microvillosités) et une zone au-dessous du noyau sont bourrées de vacuoles réfléchissantes cristallines (Pl. I, 1, 3, 4, 5). Dans le cytoplasme, on reconnaît encore de nombreux corps fusiformes ou en croissant rappelant des dictyosomes golgiens. Ces formations, particulièrement abondantes dans les régions basales, correspondent aux corps myéloïdes (Pl. I, 1) bien connus dans l'épithélium pigmentaire des yeux pairs. La région basale de telles cellules est étranglée par les corps cellulaires des cellules ganglionnaires et des cellules à corps résiduels. Au moment où les cellules "interstitielles" entrent en contact avec la membrane basale, elles se renflent et constituent un pied basal.

### 3 - Les cellules ganglionnaires.

On rencontre assez couramment les périkaryons des éléments nerveux dans la cupule sensorielle ventrale (Pl. I, 1, 2, 3, 4) et tout à fait accidentellement dans la pellucide. Quelle que soit la région considérée, ils se distinguent bien à proximité de la limitante basale périphérique. Tretjakoff (1915), chez *Petromyzon*, les avait identifiés grâce à la méthode de Golgi et au bleu de méthylène. La méthode de Bodian, pour l'imprégnation des fibres, a été assez décevante, sauf au point de pénétration du tractus pinéal dans les régions épithalamiques. La technique au bleu de toluidine donne après les fixations glutaraldéhyde-Os-O4 des résultats satisfaisants, tant au niveau des périkaryons que des fibres amyéliniques du tractus pinéal. Néanmoins, pour une numération fidèle de ces axones, une étude au microscope électronique demeure nécessaire (Collin, 1969 b). L'aspect général des périkaryons est grossièrement sphérique ou piriforme à cause de la présence d'un cône d'émergence de prolongement. Les prolongements, sur les coupes semifines, ne se distinguent pas toutes les fois. Cependant, sur un bon nombre de cellules, un ou deux procès et exceptionnellement jusqu'à cinq sont visibles : il s'agit de cellules bipolaires et multipolaires. Le cytoplasme, d'aspect clair (Pl. I, 1, 2, 3), permet d'observer de nombreuses inclusions. Le noyau sphérique ou ovoïde (Pl. I, 1, 2, 3), le plus développé de tous les types cellulaires, contient une chromatine régulièrement dispersée et un nucléole très chromophile. Des cinq types cellulaires, c'est celui qui apparaît le plus clair (Pl. I, 1, 2, 3). A côté des fines inclusions cytoplasmiques qui peuvent être homologuées aux mitochondries et corps de Nissl, on rencontre encore, mais seulement dans certaines cellules (Pl. I, 1, 4), un matériel vacuolaire dont l'étude ultrastructurale a permis de fixer la nature et l'origine (Collin, 1969 b). Mais ce critère ne permet pas actuellement de différencier plusieurs types de périkaryons; il conduit plutôt à considérer un état fonctionnel particulier. Les périkaryons sont emballés par les fins prolongements basaux des cellules "interstitielles" reconnaissables par la présence de corps myéloïdes. Parfois, on a l'impression qu'un prolongement basal de photorécepteur vient au contact direct du périkaryon (Pl. I, 1). Les cellules ganglionnaires peuvent être distinguées quel que soit le niveau considéré de la cupule sensorielle. Sur des sections sériées, parallèles au plan sagittal, on distingue chez l'adulte de 1 à 16 cellules par coupe. Mais il apparaît qu'elles sont en plus grand nombre dans la région médiane et caudale de la cupule sensorielle. A ces endroits, on reconnaît parfois de petites populations : jusqu'à 8 par coupe. Pour certains individus, le nombre de cellules nerveuses est relativement faible juste au-dessous de l'atrium alors que, latéralement (à droite et à gauche), elles constituent les petites populations précitées. Enfin, la présence de rares périkaryons, dans la pellucide, n'est pas surprenante puisqu'on y rencontre parfois des photorécepteurs qui apparaissent normalement différenciés. Compte tenu du sens de propagation de l'énergie rayonnante par rapport à l'organe, et en considérant la position des cellules nerveuses et des photorécepteurs dans la cupule et dans la pellucide on doit envisager une rétine directe pour la cupule et une rétine inverse et rudimentaire (par la pauvreté des éléments neurosensoriels) pour la pellucide. Rien ne permet

PLANCHE I.

TYPES CELLULAIRES DE LA CUPULE SENSORIELLE ET DU TRACTUS PINEAL DE LAMPETRA  
PLANERI.

(Adulte; 16 Avril (matin); Gl-Os-Ph. Coupes semifines colorées au bleu de toluidine).

Fig. 1 - La cupule sensorielle, sectionnée parallèlement au plan sagittal, permet de distinguer quatre des cinq types cellulaires : photorécepteur (I), cellules "interstitielles" à vacuoles cristallines et corps myéloïdes (II), cellules ganglionnaires (III) et cellules à corps résiduels (IV). En haut de la figure, l'épithélium sensoriel est limité par la lumière (L.) de l'organe pinéal. Il s'appuie, en bas, contre la membrane basale (Mb). Au-dessous de la basale, entre la cupule et l'épithélium dorsal parapinéal (Par), noter des capillaires (Ca). Un photorécepteur (I) a été coupé longitudinalement et de haut en bas observer : le segment externe (Se), l'ellipsoïde (El) avec des granulations (mitochondries), l'isthme (I), le myoïde (My) et le corps cellulaire (Cop) qui contient le noyau. Le corps cellulaire (Cop) émet en direction ventrale deux prolongements qui paraissent contigus à une cellule ganglionnaire (III). Le corps cellulaire de cet élément nerveux est clair : il renferme un noyau à chromatine en réseau et nucléole excentrique. Dans le périkaryon, trois inclusions denses correspondent vraisemblablement à des pigments. La seconde cellule nerveuse (III, en bas, à droite) présente un périkaryon à aspect vacuolaire. Les cellules "interstitielles" (II) sont particulièrement bien développées dans la région supérieure de l'épithélium. Leurs inclusions transparentes se rapportent aux vacuoles cristallines. Des formations, en croissant, représentent, à la base de telles cellules, des corps myéloïdes (Cm). Ici les cellules à corps résiduels (IV) sont rares.

Fig. 2 - Cellule ganglionnaire et départ d'un prolongement (indiqué par une flèche), dont la nature (axonique ou dendritique) ne peut être garantie.

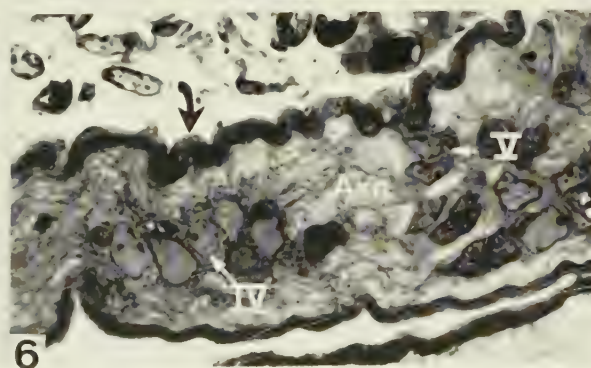
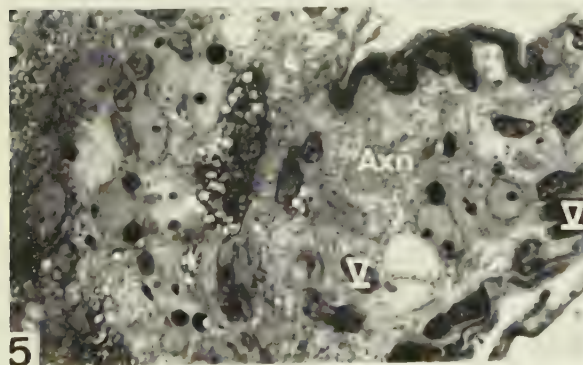
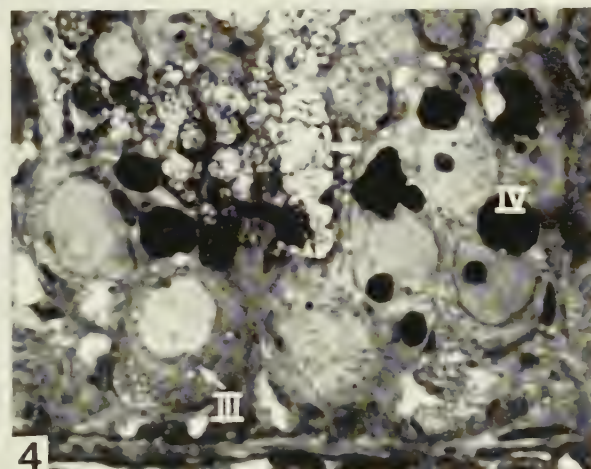
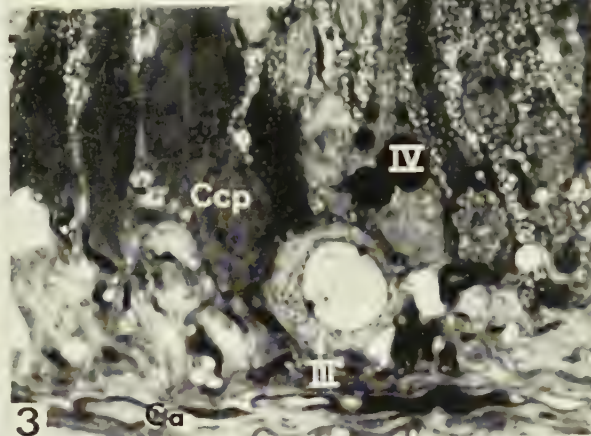
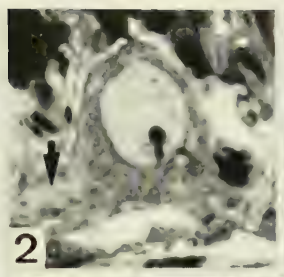
Fig. 3 - Au voisinage des corps cellulaires (Ccp) de photorécepteur, une cellule ganglionnaire (III) a un aspect grossièrement sphérique. Une cellule à corps résiduels (IV) est piriforme : elle contient des corps résiduels et des corps myéliniques bien développés. Le prolongement de cette cellule est dirigé vers la cavité de l'organe (= lumière).

Fig. 4 - Accumulation de cellules de type IV à proximité d'une cellule ganglionnaire (III). Les cellules de type IV possèdent de grosses inclusions denses, correspondant aux corps myéliniques et résiduels. Le noyau se trouve parfois déformé à cause de ces inclusions.

Fig. 5 - Région caudale de l'organe pinéal : point d'émergence du tractus pinéal.  
(Axn : axones nus ou amyéliniques; V : cellules satellites).

Fig. 6 - Section longitudinale du tractus pinéal. Une flèche indique l'importance des fibres collagènes associées à la limitante basale du tractus.  
(Axn : axones nus; IV : cellules à corps résiduels; V : cellules satellites).









de justifier la présence de cellules équivalentes des neurones bipolaires de la rétine des yeux latéraux, entre les cellules sensorielles et les cellules ganglionnaires. Ceci a vraisemblablement pour conséquence la présence d'une zone plexiforme unique et basale alors qu'elle est double (interne et externe) dans les yeux latéraux. La région plexiforme, avec les autres éléments cellulaires, comprend des prolongements nerveux, soit isolés, soit groupés en faisceaux présentant un aspect plus ou moins onduleux. Des prolongements se groupent dans la région postérieure de la cupule et constituent le tractus pinéal qui émerge caudalement (Pl. I, 5). Le tractus pinéal (Npin : Fig. 1 A) est constitué presque exclusivement de fibres amyéliniques (Pl. I, 6). Exceptionnellement, on a rencontré jusqu'à cinq fibres myélinisées dans la région postérieure du tractus. Le tractus pinéal (Pl. I, 6) longe le côté gauche du ganglion habénulaire droit après s'être coudé à la sortie de l'organe pinéal. Dans certains cas (voir aussi Studnička, 1893), il peut se subdiviser en troncs (jusqu'à trois observés). Ceci se produit essentiellement dans la région postérieure. Cette situation n'est pas générale. Tout le long du tractus, se distinguent deux types cellulaires : cellules satellites et cellules à corps résiduels. Dans un cas, on a détecté un périkaryon de cellule ganglionnaire. Ce n'est seulement dans la région postérieure du ganglion habénulaire droit que le tractus s'enfonce pour se diriger ensuite dans la commissure postérieure. Néanmoins, cette situation ne peut être généralisée car s'observe également un passage direct dans la commissure postérieure (Collin et Meinier : en préparation).

#### 4 - Les cellules à corps denses (corps résiduels de la microscopie électronique).

Elles correspondent, vraisemblablement, aux "Basalzellen" que Tretjakoff (1915) avait observées dans l'épithélium sensoriel de Petromyzon fluviatilis. Les corps denses représentent les "Nebenkörper", qui ne sont pas des sécrétions. Chez les animaux ici étudiés, ces cellules sont particulièrement nombreuses. Leur corps cellulaire est généralement situé dans le tiers basal de l'épithélium sensoriel (Pl. I, 1, 3, 4), mais il peut encore border l'atrium dans sa région caudale. La technique au bleu de toluidine nous a permis de constater que ces éléments possédaient une affinité toute particulière pour ce colorant. Le noyau et le cytoplasme sont toujours plus chromophiles que ceux des cellules ganglionnaires (Pl. I, 1, 3, 4), de sorte qu'une confusion entre cellules ganglionnaires et cellules à corps denses est éliminée, principalement dans la zone plexiforme où ces deux types cellulaires se trouvent côte à côte. Le noyau a un aspect homogène, ovoïde. La chromatine diffuse se distingue assez mal. On observe régulièrement un nucléole. Lorsque les cellules sont richement pourvues de corps denses (Pl. I, 4), le corps cellulaire est renflé. Il est alors fréquent de rencontrer un noyau déprimé en calice à l'emplacement d'une macroinclusion (Pl. I, 4). Le nombre de ces corps, de même que leur taille (plusieurs microns), est sujet à d'importantes variations. Le corps cellulaire se prolonge parfois (Pl. I, 3) en direction apicale et paraît aboutir dans la lumière. Ce fait demeure incontestable dans la région postérieure où de telles cellules entrent en contact avec l'atrium. Dans la région de l'atrium, elles constituent souvent des populations importantes. Ce type cellulaire ne semble pas avoir été observé dans l'épiphyse d'autres Vertébrés. Enfin, signalons qu'il se retrouve dans le tractus pinéal où il occupe une position centrale (Pl. I, 6).

#### 5 - Les cellules satellites (Pl. I, 5, 6).

Dans l'épithélium sensoriel, elles se répartissent uniquement dans la région caudale, au point d'émergence du tractus pinéal. Leur présence est liée à celle des faisceaux d'axones intraépiphysaires qui convergent au point d'émergence et forment le tractus pinéal (Pl. I, 5). Elles sont encore bien représentées dans la région postérieure à l'atrium et sur le rebord caudal de la cupule. Enfin, elles bordent régulièrement et de toutes parts le tractus pinéal. Les noyaux (Pl. I, 5, 6) sont petits, de forme irrégulière, sombres et riches en chromatine. Le cytoplasme de ces éléments est peu développé et dense.



#### 6 - Les lacunes intercellulaires basales de la cupule sensorielle.

La base de la cupule sensorielle montre des lacunes intercellulaires d'importance diverse (Pl. I, 1, 2, 3, 4). Ce fait ne correspond aucunement à un artefact (contrôle en microscopie électronique).

7 - L'atrium s'abouche chez l'adulte avec la lumière de l'organe pinéal grâce à un goulot qui s'ouvre au début du tiers postérieur (direction rostro-caudale). Cette chambre est limitée ventralement et dorsalement par l'épithélium sensoriel. Néanmoins, les types cellulaires varient en fonction des niveaux considérés. Postérieurement, elle est circonscrite par des cellules à corps denses. On reconnaît également, à proximité, des cellules satellites. Dans la lumière, on note des formations pour lesquelles il est difficile de décider s'il s'agit de débris cellulaires ou de segments externes irréguliers. Au fur et à mesure qu'on s'approche du goulot, les cellules limitantes s'enrichissent de cellules "interstitielles" puis de photorécepteurs (à localisation dorsale et latérale). Le goulot est bordé de toutes parts par les cellules "interstitielles" et les cellules sensorielles.

#### 8 - Les espaces périvasculaires périphériques à la cupule sensorielle.

A la partie ventrale de la cupule et au-dessus de l'organe parapinéal, on note des capillaires (Pl. I, 1, 3) avec leurs éléments figurés. Les capillaires paraissent s'infiltrer dans la cupule sensorielle grâce à la présence d'invaginations formées au sein de la cupule. Néanmoins, la limitante basale de la cupule sépare toujours la cupule des espaces périvasculaires. Les espaces péricapillaires contiennent encore des péricytes et des fibres collagènes colorées en bleu par le trichromique de Masson.

#### 9 - Discussion.

L'étude en microscopie optique permet de confirmer et de préciser des faits par d'autres auteurs (Studnička, 1893, 1905; Dendy, 1907; Tretjakoff, 1915; Nowikoff, 1935) sur d'autres espèces. Nos observations sont en faveur d'une activité sensorielle de l'organe pinéal de la Lamproie de Planer. Il ressort que la cupule sensorielle présente un certain nombre d'adaptations. Les tissus situés au-dessus de l'organe sont transparents et suggèrent que les conditions favorables sont réalisées pour une propagation correcte de l'énergie rayonnante. La présence de vacuoles cristallines et réfléchissantes dans les cellules "interstitielles" laisse supposer qu'une lumière incidente, mais encore rétrodiffusée, peut stimuler les cellules sensorielles. On doit même se demander si les vacuoles cristallines ne constituent pas une sorte de barrage pour l'organe parapinéal, plus ou moins recouvert par l'organe pinéal. La cupule sensorielle présente encore une double différenciation. Les photorécepteurs constituent la partie sensible de cette rétine simple, directe et particulière : leurs constituants sont communs aux cônes et aux bâtonnets. Grâce aux cellules ganglionnaires et à leurs prolongements, la région basale ou plexiforme de la cupule est plus particulièrement adaptée dans la fonction présumée de conduction des stimulus en direction de l'épithalamus (par l'intermédiaire du tractus pinéal). Le problème d'une activité sécrétoire ne peut être soulevé à la suite de ces recherches en microscopie optique.

### B - LACERTILIENS : LACERTA VIRIDIS ET LACERTA MURALIS.

Ariëns Kappers (1966, 1967), Wartenberg et Baumgarten (1968) ont montré récemment les rapports existant entre l'épiphyse et les autres formations diencéphaliques annexes (paraphyse, sac dorsal, oeil pariétal). Mais leurs observations étant incomplètes ou contradictoires (cellules ganglionnaires), il nous a paru indispensable de revenir sur la cytologie de l'épithélium.

Rappelons que l'épiphyse est un sac clos (Fig. 1 E); tout le monde s'accorde maintenant pour reconnaître, chez l'adulte, l'absence de communication avec le 3ème ventricule. Ce sac, grossièrement piriforme et allongé, a sa partie la plus renflée tournée du côté dorsal. Cette même région, solidement ancrée aux méninges, constitue la pars distalis. A mesure qu'on se rapproche de l'épithalamus (commissure habénulaire, commissure postérieure), la pars intermedia (ou région moyenne) voit sa lumière diminuer progressivement pour s'étrangler et disparaître dans la pars proximalis. Cette région proximale constitue une tige qui pénètre dans l'épithalamus (au niveau des commissures) par l'intermédiaire d'un tractus nerveux (nerf ou tractus pinéal).

L'épithélium épiphysaire qui tapisse le sac est de type sensoriel, très comparable à ce que l'on rencontre chez Lampetra (Pl. II, 2, 3, 4). Le bord le plus externe est enveloppé par une membrane basale qui le sépare d'éléments conjonctifs, très vascularisés et constituant de véritables espaces périvasculaires (Pl. II, 2). Les vaisseaux ne pénètrent jamais dans l'épithélium épiphysaire : ils profitent, cependant, d'espaces laissés par des replis de l'épithélium pour donner l'impression de s'y infiltrer. Dans les espaces péricapillaires, on reconnaît des éléments conjonctifs abondants (fibrocytes, fibres collagènes), des cellules pigmentaires, des mastocytes mais encore des axones myélinisés isolés ou en petits faisceaux (Collin et Kappers, 1968). De telles fibres nerveuses sont grossièrement orientées dorso-ventralement.

L'épithélium de L. viridis se distingue de celui de L. muralis car il est affecté de replis (Fig. 1 E) plus nombreux. Une telle situation se rencontre encore chez Testudo hermanni. La structure folliculaire, bien connue de l'épiphyse d'Oiseau, et celle, compacte de l'épiphyse d'Ophidien, permettent de considérer que ces Reptiles constituent une étape intermédiaire de l'évolution morphologique (Collin et Ariëns Kappers, 1968; Petit, 1969, chez Anguis).

De plus, quelques follicules clos sont significatifs de la transition évoquée antérieurement.

Dans l'épiphyse de Lacerta muralis, des vésicules closes de la pars proximalis rappellent tout à fait des yeux pariétaux incorporés (Pl. II, 3). De telles formations réduites présentent des particularités tout à fait intéressantes (voir ultérieurement). En ce qui concerne la hauteur, l'épithélium est sujet à des variations. Dans la zone distale, il est plus haut que dans les autres régions (Pl. II, 3).

L'épithélium sensoriel de Lacerta est constitué de quatre types cellulaires.

- Des cellules de type sensoriel (Pl. II, 2, 3, 4).
- Des cellules "interstitielles" de type épendymaire (Pl. II, 2, 4).
- Des cellules ganglionnaires (Pl. III, 1, 2, 3). Les fibres des faisceaux sont à alléguer aux cellules ganglionnaires et au système afférent (contrôle au microscope électronique).

- Des cellules satellites.

(La majorité des observations se rapporte à des coupes semifines colorées par le bleu de toluidine).

## 1 - Les cellules de la série sensorielle.

### a) Photorécepteurs typiques (Pl. II, 3, 4).

Ils sont observés uniquement chez Lacerta muralis. De plus, on ne les rencontre pas chez tous les individus.

Leur identification est certaine dans des vésicules proximales qui constituent des microrétines inverses (Pl. II, 3). Cette situation rappelle la pellucide de Lampetra, où les éléments sensoriels sont cependant plus rares. Les cellules sensorielles occupent la partie dorsale de la vésicule et sont généralement peu nombreuses pour une vésicule (une dizaine).

PLANCHE II.

EPITHELIUMS DE TYPE SENSORIEL TYPIQUE OU ATYPIQUE DANS L'ORGANE PINEAL DES  
REPTILES.

(Gl-Os-Ph. Coupes semifines, colorées au bleu de toluidine).

Fig. 1 - Testudo hermanni; adulte; 15 Janvier (matin).

Dans la lumière de l'organe pinéal (L), remarquer l'existence de nombreux prolongements (Pap) de segments internes de cellules de type "photorécepteur". Ils sont riches en inclusions (mitochondries de l'ellipsoïde = El) mais dépourvus de segments externes typiques. L'épithélium de type sensoriel doit donc être considéré comme atypique. Deux sortes de noyaux apparaissent : petits et denses, ils appartiennent aux cellules "interstitielles" (CI); très allongés et clairs, ils se rapportent aux photorécepteurs rudimentaires (PR). La paroi nucléaire des PR, d'apparence épaisse, correspond en fait à l'ensemble : pellicule cytoplasmique du corps cellulaire et enveloppes nucléaire et plasmique. A la base de l'épithélium (côté gauche de la figure), un vaisseau et des espaces périvasculaires sont contigus à la limitante basale (Mb).

Fig. 2 - Lacerta viridis; adulte; 15 Mai (matin).

L'épithélium sensoriel atypique est assez comparable à celui de Testudo (fig. 1). Lumière de l'organe (L) avec prolongements apicaux (Pap) et segments externes atypiques (Se); El : ellipsoïde des photorécepteurs rudimentaires; PR : noyau des photorécepteurs avec parfois une calotte juxtanucléaire d'inclusions denses; CI : noyau de cellules "interstitielles"; Ep : espace péricapillaire.

Fig. 3 - Lacerta muralis; mâle adulte; 13 Mai (après-midi).

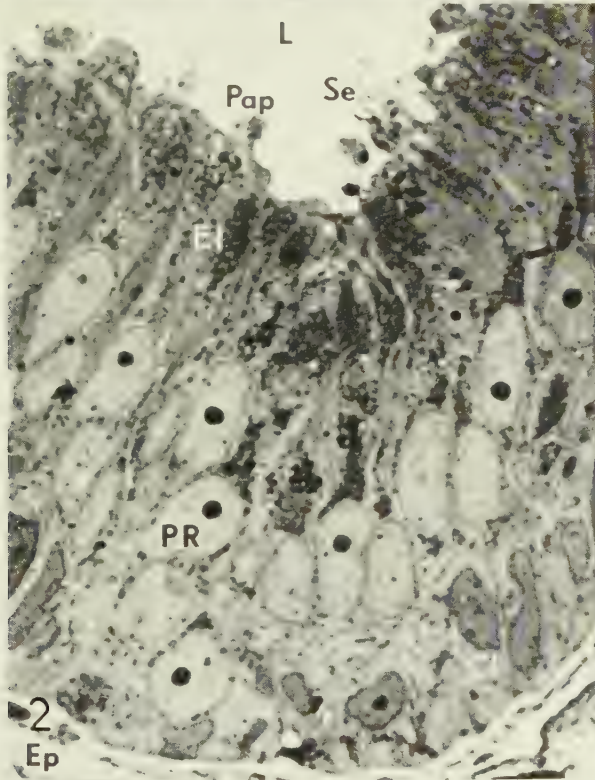
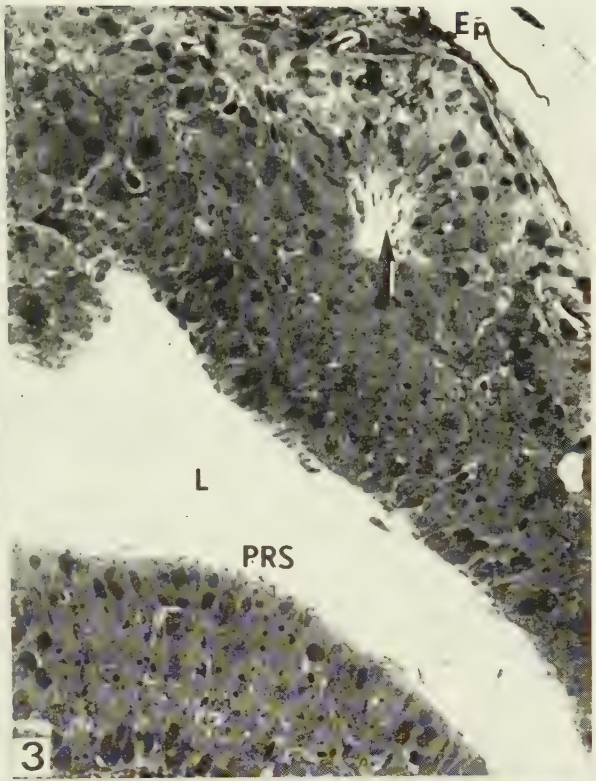
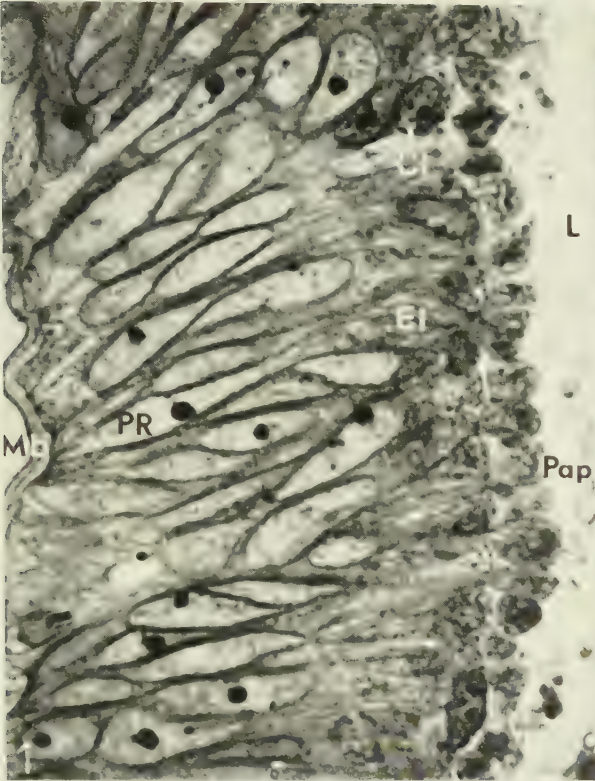
Dans la pars distalis de l'épiphyse, l'épithélium de type sensoriel est très comparable, avec ses prolongements apicaux, à celui de L. viridis (fig. 2). Une différence importante apparaît au niveau de la flèche qui indique la présence d'une microrétine inverse. Le cliché est orienté normalement, c'est-à-dire dorso (haut de la figure) - ventralement (bas). (Ep : espace périvasculaire; L : lumière; PRS : photorécepteur rudimentaire).

Fig. 4 - Microrétine de la fig. 3 à un fort grossissement.

L'orientation est intervertie.

Dans la lumière (L) observer deux segments externes typiques (Se) à empilements réguliers de lamelles (= disques de la microscopie électronique). Les cellules "interstitielles" sont bourrées de pigments (Pi). Cette image est très voisine de celles dont on dispose pour l'organe pariétal de la même espèce.









On reconnaît parfaitement le segment externe (Pl. II, 4) allongé et étroit et en tous points comparable à ceux de l'oeil pariétal. Un empilement de lamelles très régulier (Pl. II, 4) correspond sans aucun doute aux disques de la microscopie électronique. Dans la région distale du segment externe, une région hyaloplasmique paraît être annexée, sans qu'il soit possible de distinguer des lamelles (Pl. II, 4).

Comme chez Lampetra, le segment interne pénètre dans la petite lumière vésiculaire : le segment externe le prolonge de façon régulière. Le cytoplasme est riche en inclusions : ce sont les mitochondries de l'ellipsoïde. Le corps cellulaire contient le noyau typique des cellules sensorielles. Le pédicule basal n'a pu être suivi avec certitude. Les cellules sont orientées grossièrement dorso-ventralement : le segment externe est ventral, le pédicule "basal" est dorsal, ce qui justifie la présence de microrétines inverses.

Chez Lacerta viridis, on n'est pas encore parvenu à faire cette observation inédite pour les Sauropsidés et importante du point de vue phylétique et fonctionnel. Néanmoins, de rares segments externes ont montré des empilements plus réduits en lamelles et moins réguliers.

b) Photorécepteurs atypiques ou rudimentaires.

(PR ou PRS, Collin, 1967 a, c, d).

Ils représentent la grande majorité, non seulement des cellules de type sensoriel, mais encore des cellules considérées dans leur ensemble. Ils ont été retrouvés par Wartenberg et Baumgarten (1968) chez Lacerta, et chez d'autres espèces de Lacertiliens par Collin (1967 c) et Petit (1968, 1969). Wartenberg et Baumgarten d'une part, Petit d'autre part, les désignent comme des pinéalocytes - terme, qui à notre avis, est impropre (CHAPITRE III).

Les PR se rencontrent dans n'importe quelle région épiphysaire. Cependant, dans la pars proximalis, ils se raréfient. Leur orientation varie; ceci, en fonction de leur emplacement dans la paroi épithéliale. Ils sont soit serrés les uns contre les autres (2 à 8), soit, le plus souvent, alternés régulièrement avec les cellules "interstitielles".

Le prolongement apical du segment interne (Pl. II, 2, 3) fait saillie dans la lumière et émet fréquemment chez certains individus, plus rarement chez d'autres, une expansion ciliaire plus ou moins régulière ou dilatée (Pl. II, 2). Ce dérivé se distingue des cils réguliers des cellules "interstitielles". Il évoque un segment externe atypique et est considéré comme rudimentaire en microscopie électronique (Collin, 1967 a). Le segment interne, en s'enfonçant dans l'épithélium, se rétrécit; il laisse apparaître des bandelettes obturantes puis se dilate rapidement à nouveau. Le cytoplasme se charge d'inclusions de nature mitochondriale qui font partie de l'ellipsoïde (Pl. II, 2). La dilatation se poursuit jusqu'au corps cellulaire, occupé par le noyau (Pl. II, 2). Les corps cellulaires se groupent dans la région moyenne de l'épithélium. Sphérique ou ovoïde, le noyau (I nucléole) présente pour le bleu de toluidine des affinités moins élevées que chez Lampetra (Pl. II, 2). Une calotte juxta-nucléaire (Pl. II, 2), finement granuleuse, l'accompagne parfois. Entre le noyau et l'ellipsoïde, on note de grosses inclusions (plusieurs  $\mu$ ) correspondant vraisemblablement à des lysosomes (réaction positive pour la recherche de la phosphatase acide). Sur les préparations très contrastées (fixation prolongée à la glutaraldéhyde), on discerne le pédicule basal qui atteint chez Lacerta viridis, contrairement à L. muralis, la membrane basale de façon irrégulière. Une polarité vasculaire du pédicule reste cependant évidente.

c) Pinéalocytes (?).

Dans la région proximale, la lumière épiphysaire est obstruée. Néanmoins, des cellules à noyau comparable à celui des cellules de type sensoriel, semblent avoir perdu leur polarité apicale (pôle apical non tourné vers la lumière). De tels éléments pourraient correspondre à des pinéalocytes. Cependant, ces observations fragmentaires et toutes récentes méritent d'être confirmées.



PLANCHE III.

INNERVATION SENSORIELLE EFFERENTE DE L'ORGANE PINEAL DE LACERTA VIRIDIS.

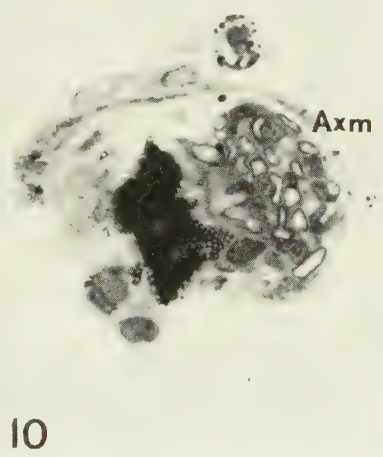
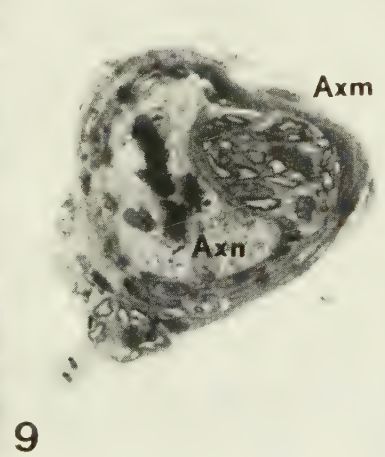
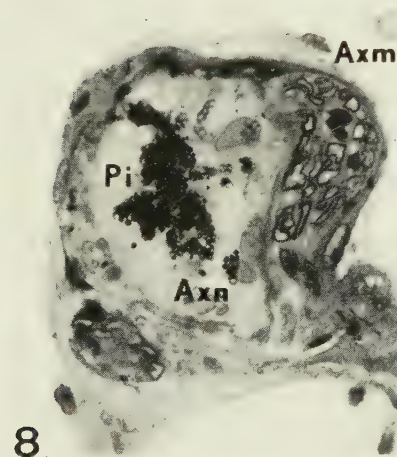
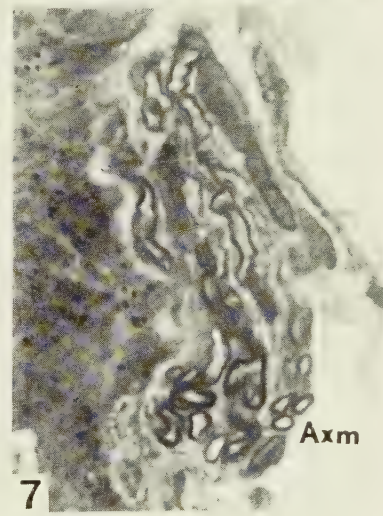
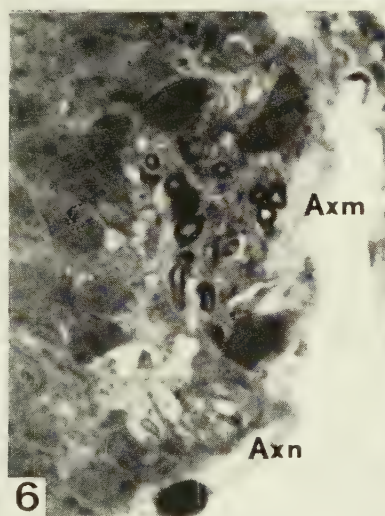
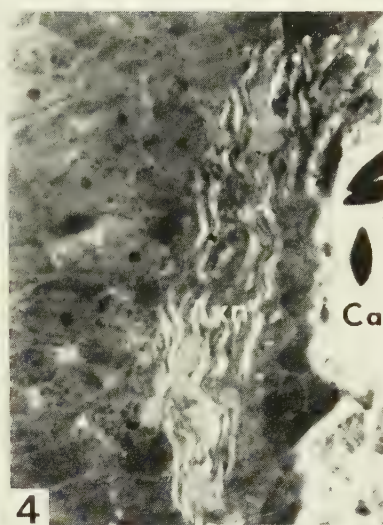
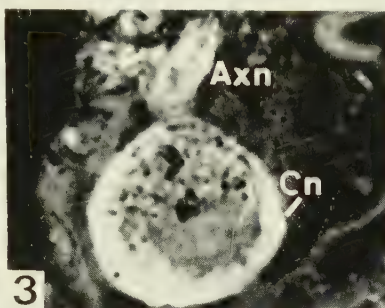
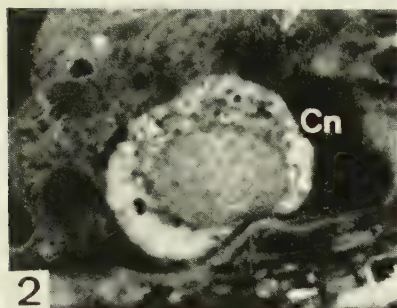
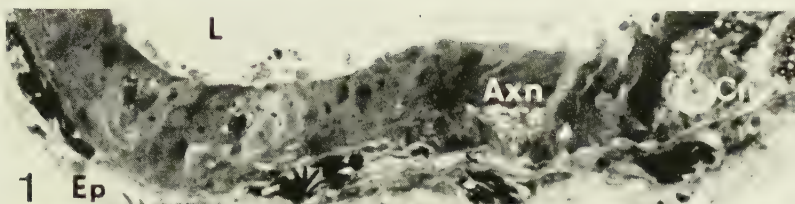
(GI-Os-Ph. Coupes semifines, colorées au bleu de toluidine).

Fig. 1 - Dans la région moyenne de l'épiphyse, l'épithélium de type sensoriel est constitué de deux types cellulaires essentiels (PR et cellules "interstitielles"). De plus, il montre ici un faisceau d'axones nus (Axn) coupé transversalement et une cellule ganglionnaire (Cn) claire, contrastant, de même que les axones, avec les autres types cellulaires.

Figs. 2 et 3 - La même cellule ganglionnaire (Cn) qu'à la fig. 1. vue à un plus fort grossissement. Le corps cellulaire, avec le noyau, apparaît sur ces coupes sériées. Le périkaryon contient des organites cellulaires à rapporter aux mitochondries et à la substance tigroïde (Ariens Kappers, 1967). La fig. 3 montre le départ d'un axone s'unissant à un faisceau de fibres contigu, (Axn).

Figs. 4 à 10 - Sortie d'axones et myélinisation progressive dans la région proximale épiphysaire : choix de quelques sections parmi de nombreuses coupes sériées :

- 4 et 5 : groupement d'axones nus intraépiphysaires (Axn).
- 6 : formation de la gaine de myéline (Axm) pour quelques fibres.
- 7 : formation de la gaine de myéline (Axm) pour de nombreuses fibres et sortie du faisceau.
- 8 et 9 : deux faisceaux à fibres myélinisées sont évidents. Le calibre de la tige épiphysaire va en diminuant. Remarquer encore la présence d'un faisceau d'axones nus (Axn) dans le tractus primaire.
- 10 : les axones d'un tronc secondaire perdent leur gaine de myéline. L'autre tronc les conserve (Axm) à l'approche des commissures épithalamiques.  
(Ca : capillaire; Pi : pigments).







2 - Les cellules "interstitielles" de type épendymaire ("cellules de soutien" des anciens auteurs).

Si la classification proposée ici, pour les cellules sensorielles est nouvelle chez les Sauropsidés, il faut mentionner que les "cellules de soutien" ont été observées dans de nombreux travaux. Cependant les techniques de coloration, après inclusion à l'Epon, apportent des précisions. Elles occupent toute la hauteur de l'épithélium (Collin, 1967 d, fig. 1; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1969). L'apex, au contact de la lumière, est bordé de petits prolongements cytoplasmiques irréguliers (= microvillosités). Il laisse voir, de place en place, de rares cils. En s'enfonçant dans l'épithélium, la cellule se rétrécit pour devenir filiforme. Elle se renfle avant d'entrer en contact avec la limitante basale. Le noyau occupe cette région tout à fait basale (Pl. II, 2) et beaucoup plus rarement le cytoplasme apical. Il est toujours plus dense que celui des cellules sensorielles. Polymorphe, il possède plusieurs nucléoles. Les cellules "interstitielles" sont plus ou moins riches en pigments. De plus, la quantité de pigments varie selon les individus. Dans la majorité des cas, on les trouve dans la région distale épiphysaire (Pl. II, 4). A noter que chez Lacerta viridis, il est fréquent de les rencontrer dans la région proximale (Pl. III, 8, 9, 10). C'est, essentiellement, dans la région moyenne épiphysaire, qu'il s'en rencontre peu ou pas (Pl. II, 2). Enfin, ces pigments occupent les différentes régions de la cellule, mais aucune inclusion ne rappelle les corps myéloïdes de Lampetra.

3 - Cellules ganglionnaires; Faisceaux d'axones et tractus pinéal (CHAPITRE IV).

4 - Cellules satellites.

Localisées dans la région proximale ventrale, elles sont rares et présentent des caractères semblables à celles de Lampetra.

5 - Discussion.

Cette étude en microscopie optique de l'épiphyse de Lacerta a été faite par les méthodes classiques (Ariëns Kappers, 1966, 1967; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Collin et Ariëns Kappers, 1968). Il apparaît, après comparaison avec les techniques en coupes semifines, qu'elles sont relativement insuffisantes. Les fixations glutaraldéhydiques et osmiées donnent des résultats beaucoup plus précis. Avec une certaine habitude et un contrôle successif en microscopie électronique, elles complètent avantageusement les imprégnations classiques pour révéler certains éléments axoniques. Mais, comme avec le Bodian ou le Bodian-Ziesmer, elles ne permettent aucunement d'établir l'existence d'une innervation sympathique. De plus, en utilisant le microscope photonique, de petites fibres ne peuvent être révélées.

L'épithélium épiphysaire de Lacerta possède (mis à part les cellules à corps résiduels) les mêmes éléments que la rétine ventrale de l'organe pinéal de Lampetra. Plusieurs différences, cependant, sont révélées : elles affectent l'aspect morphologique et cytologique. Les plissements de l'épithélium de Lacerta et d'Anguis représentent une phase de transition vers le stade folliculaire et lobulaire, puis compact. Par contre, chez Tarentola, ce fait n'est pas évident.

Les modifications des cellules de type sensoriel sont notables. En effet, à côté de photorécepteurs à aspect typique (L. muralis) et localisés dans l'épiphyse dorsale, la grande majorité des cellules sensorielles ne subit aucune régression quantitative mais se trouve modifiée au niveau des segments externes : présence irrégulière d'une part (Collin, 1967 a; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1969), aspect atypique d'autre part chez différents Lézards (Steyn, 1960; Lierse, 1965; Collin, 1967 a; Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1969). Lorsqu'on considère l'importance, sur le plan fonctionnel, du segment externe, la nécessité d'un contrôle au microscope électronique s'impose.

La présence de rares cellules ganglionnaires (Ariëns Kappers, 1966, 1967; Collin

et Ariëns Kappers, 1968; Petit, 1969; CH. IV) et de quelques photorécepteurs en tous points comparables à ceux de l'organe pariétal de Lacerta muralis, suggère qu'il existe encore une fonction sensorielle chez Lacerta. Ariëns Kappers (1966, 1967) a déjà suggéré ce fait, à la suite d'observations sur de rares cellules nerveuses. Or, l'épiphyse est intracrânienne : l'énergie rayonnante qui traverse l'ossature pariétale est-elle suffisante pour que l'épiphyse conserve une fonction sensorielle ?

Aucune des techniques classiques (CHAPITRE I) ne peut faire plaider en faveur d'une activité neurosécrétoire. Une étude au microscope électronique des différentes régions épiphysaires s'impose donc, de même qu'un contrôle électrophysiologique pour vérifier une fonction sensorielle, apparemment résiduelle.

#### C - CHELONIENS : TESTUDO HERMANNI.

L'épiphyse des Chéloniens, étudiée jusqu'à ce jour, présente une structure assez homogène. C'est un sac allongé rostro-caudalement, s'enfonçant postérieurement en direction de l'épithalamus. L'épithélium de type sensoriel, davantage plissé que celui de Lacerta, constitue des vésicules et saccules ouverts.

Scatizzi (1933), chez Emys orbicularis et Testudo iberica, distingue des cellules sensorielles, de soutien et des éléments ganglionnaires. Il peut établir une comparaison avec l'épiphyse d'Amphibien. Des cellules ganglionnaires furent de même reconnues par Studnička (1905).

Grignon et Grignon (1962) avec Testudo mauritanica considèrent également l'existence de trois types cellulaires. Vivien (1964 b) souligne la présence de cellules ganglionnaires chez Pseudemys scripta elegans dont l'étude ultérieurement complétée (Vivien et Roels 1967, 1968; Vivien-Roels, 1969) conduit à démontrer des cellules pseudo-sensorielles et des épendymocytes.

Les recherches effectuées par Lutz et Collin (1967), grâce à Testudo hermanni, permettent de démontrer des photorécepteurs rudimentaires et des cellules "interstitielles" de type épendymaire (Pl. II, 1), dans les régions distale (ou rostrale) et moyenne. Chez la même espèce, Ariëns Kappers et Mehring (1968; communication personnelle) trouvent des cellules ganglionnaires abondantes dans la région proximale.

On ne reviendra pas ici sur l'étude optique des types cellulaires de Testudo hermanni (voir Lutz et Collin, 1967). Une illustration en est donnée à la Planche II, 1.

Si, d'une façon générale, on doit constater un commun accord pour les types cellulaires, des divergences persistent dans l'interprétation de la fonction des cellules de type sensoriel et des cellules "interstitielles".

#### D - OPHIDIENS : VIPERA ASPIS.

L'épiphyse d'Ophidien, plus ou moins compacte (Fig. 1 F), est bien vascularisée et de taille réduite. Bargmann (1943) la considère comme un organe endocrinien. Trost (1953) observe, chez l'embryon de Tropidonotus, deux types cellulaires : l'un des deux correspondrait à des cellules sensorielles. Un tel fait n'est pas retrouvé chez l'adulte (Vivien, 1964 a).

De notre côté, l'examen de nombreux embryons de Vipera aspis, étudiés à différents stades de développement (Hubert et Dufaure, 1968), ne renseigne actuellement que sur l'évolution morphologique de l'organe (inclusion à la paraffine, coloration à l'hémaréose).

Stade 32. - L'ébauche épiphysaire apparaît : elle correspond à une petite vésicule, en relation avec le 3ème ventricule.

Stade 35. - Les mitoses de la paroi vésiculaire sont nombreuses.

Stade 37. - Il se forme une tige pinéale, creuse, qui met en relation un corps épiphysaire compact, avec le 3ème ventricule.

Stade 38. - Les commissures habénulaire et postérieure, l'organe sous-commissural sont différenciés. Le corps épiphysaire compact émigre en direction dorsale, mais reste relié à la tige en relation avec les deux commissures.

Stade 39. - Une fosse se creuse, entre les deux commissures, mettant encore en communication la région proximale épiphysaire avec le 3ème ventricule.

Stade 42. - Le corps épiphysaire forme l'épiphyse proprement dite, organe compact, bien vascularisé à sa périphérie. On distingue deux sortes de noyaux sphériques à ovoïdes : les uns plus clairs et de taille plus élevée; les autres plus denses et de dimensions plus réduites. Ces deux types cellulaires correspondent, de toute vraisemblance, à des pinéalocytes (gros noyau clair) et à des cellules "interstitielles" (petit noyau dense). Des lacunes claires sont apparentes. Le cytoplasme des deux types cellulaires présente un riche matériel filamenteux. L'épiphyse est reliée à l'épithalamus (plus particulièrement à la commissure postérieure) par une tige grêle dont l'aspect fibreux et de petits noyaux rappellent des axones et des cellules satellites. Cependant soulignons qu'aucune imprégnation argentique n'a encore été éprouvée.

Stade 43. - L'épiphyse a pris son orientation définitive. Le grand axe de l'organe ovalaire est orienté rostro-caudalement. La tige épiphysaire très longue (deux fois le grand axe de l'épiphyse) est dorso-ventrale.

L'épiphyse embryonnaire (mais aussi adulte) ne montre pas de caractères sensoriels évidents. Néanmoins, aux jeunes stades (St. 37), se rencontre, dans la région proximale, une lumière bordée de cellules à prolongement apical qui ne vont pas sans rappeler des cellules de type sensoriel. Mais cette situation s'efface rapidement, à cause du comblement rapide de cette lumière. Il y a là, vraisemblablement, une phase ontogénétique très intéressante qui devrait, malgré sa fugacité, permettre d'établir les relations entre cellules de type sensoriel et pinéalocytes. Cependant, les Colubridés pourraient représenter un matériel plus favorable à cause d'une différenciation plus lente.

Ces observations soulignent l'intérêt qu'il faudra apporter à l'épiphyse d'Ophidien. Elle paraît être très proche de celle des Mammifères et une comparaison à l'échelle ultra-structurale s'impose. D'autre part, la situation et la longueur privilégiée de la tige pinéale doivent permettre de résoudre l'existence d'un contingent de fibres, pour lesquelles la localisation des périkaryons reste incertaine (épithalamique ou intraépiphysaire). L'existence de cellules ganglionnaires intraépiphysaires a retenu l'attention de Vivien et Roels (1968).

Enfin, Quay, Ariëns Kappers et Jongkind (1968) pensent que l'innervation essentielle de Natrix est de nature catécholaminergique (faisceau d'origine médiane et dorsale). La tige pinéale constituée de fibres nerveuses est sujette à des variations dans sa composition. Selon les mêmes auteurs, il est difficile d'attacher une importance fonctionnelle à ce tractus

## E - OISEAUX : PICA PICA.

Par les méthodes classiques, il existe actuellement d'excellents travaux se rapportant à l'épiphyse d'Oiseau. Leurs insuffisances tiennent essentiellement aux imprégnations argentiques et à la microscopie photonique. Depuis Studnička (1905), on classe généralement les épiphyses d'Oiseaux en trois groupes :



PLANCHE IV.

L'ORGANE PINEAL DU PASSEREAU PICA PICA.

(Jeunes Pies de 140 à 170 gr. capturées au nid en Mai).

Fig. 1 - Aspect folliculaire et lobulaire de l'épithélium de type sensoriel.

(L : lumière des cavités épiphysaires; Ep : espaces périvasculaires avec capillaires et éléments conjonctifs).

Fig. 2 - Deux types cellulaires (reconnaissables par deux types de noyaux) constituent l'épithélium épiphysaire. Certaines cellules ont un prolongement apical dans la lumière (L).

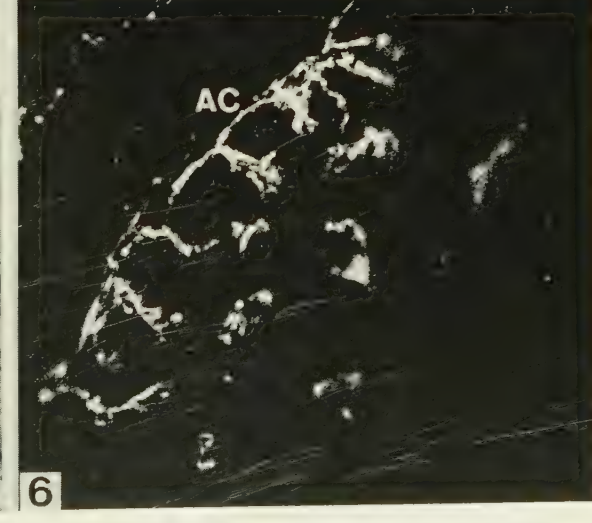
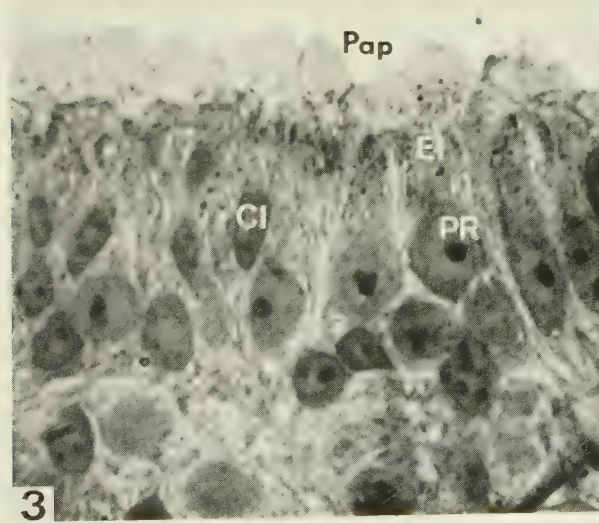
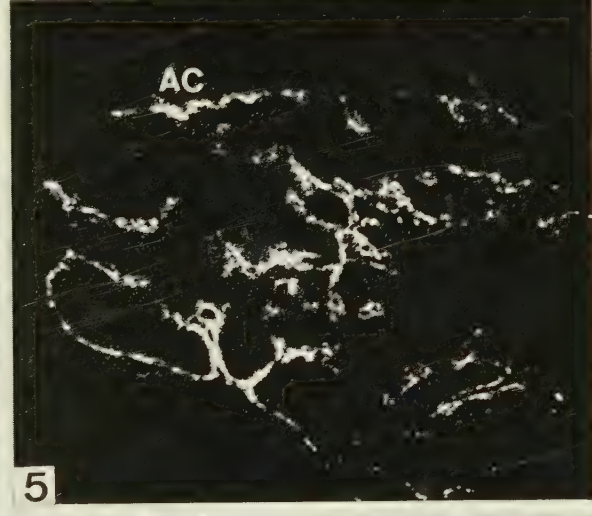
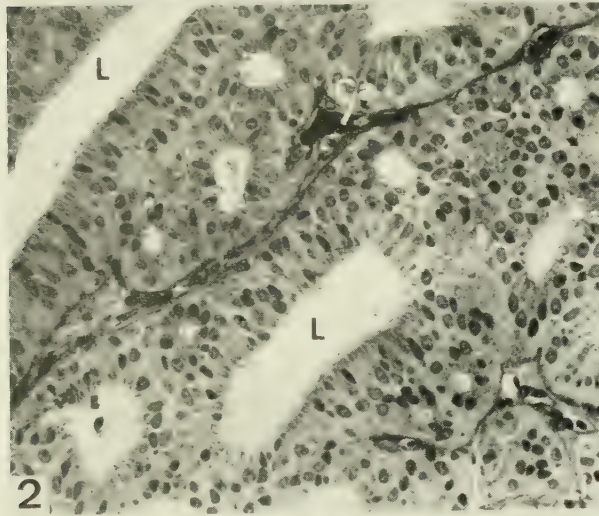
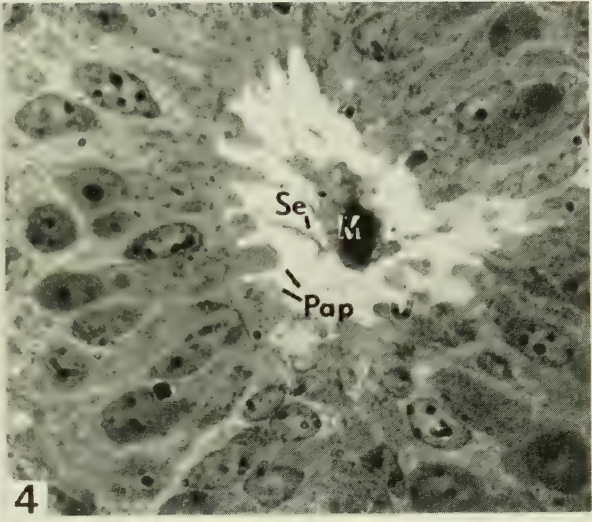
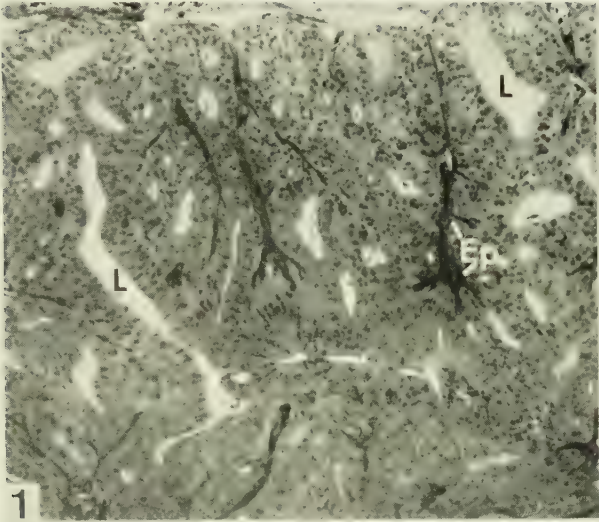
(Ca : capillaire).

Fig. 3 - Détail des types cellulaires. Il s'agit d'un épithélium de type sensoriel atypique. On reconnaît des cellules "interstitielles" (CI) et des photorécepteurs atypiques (PR), à prolongements apicaux (Pap), pauvres en organites cellulaires et à ellipsoïde (El).

Fig. 4 - Lumière folliculaire avec un macrophage (M), des prolongements apicaux (Pap) de PR et des segments externes (Se) bien développés et atypiques.

Fig. 5 - Mise en évidence des afférences catécholaminergiques (AC) par la méthode de Falck et Hillarp. Les fibres autonomes empruntent, essentiellement, les espaces périvasculaires mais pénètrent aussi dans l'épithélium épiphysaire.

Fig. 6 - Afférences catécholaminergiques (AC) de la région moyenne de l'organe pinéal de Sturnus adulte (Technique de Falck et Hillarp). Les fibres pénètrent dans l'organe pinéal en suivant les espaces périvasculaires.







- type sacculaire ou tubulaire.
  - type folliculaire ou lobulaire.
  - type plus ou moins compact.
- (toutes les transitions sont possibles).

Quay et Renzoni (1963), Quay (1965) font une synthèse des travaux antérieurs et les complètent. Ainsi, on se reportera à ces auteurs pour l'historique. Ils proposent une classification des types cellulaires, mieux appropriée que celle de Romieu et Jullien (1942 a, b, c) car ils tiennent compte de l'aspect phylétique. Dans l'épithélium épiphysaire, ils distinguent en effet :

- des cellules sensorielles (Studnička, 1905; Van de Kamer, 1949 -).
- des cellules sécrétrices épendymaires ou hypendymaires.
- des cellules ganglionnaires et des axones de plusieurs types.

Certaines cellules ganglionnaires seraient en connexion synaptique (?) avec les cellules sensorielles et leurs axones se rendraient soit dans la commissure habénulaire soit dans la commissure postérieure. De plus, des cellules neurosécrétrices (Quay et Renzoni, 1967) commissuro-pinéales enverraient des prolongements dans l'épithélium épiphysaire. Un tronc nerveux antérieur (sympathique ?) est également signalé.

Selon Stammer (1961), l'innervation est bien représentée dans les espaces périvasculaires et périfolliculaires. De plus, Ariëns Kappers (1965) signale, brièvement, chez le Poulet, l'existence de fibres folliculaires, intrafolliculaires et périvasculaires. La nature des fibres est incertaine. Les cellules ganglionnaires ne sont pas mentionnées par Stammer ou Ariëns Kappers.

De notre côté, si nous avons réussi à imprégner chez Pica, Sturnus et Anas des fibres par la méthode de Bodian, ces observations confirment les précédentes sans toutefois les préciser. Néanmoins (CHAPITRE VI), par la technique de Falck et Hillarp (Pl. IV, 5, 6), leur nature catécholaminergique est démontrée. Quant aux cellules ganglionnaires, on a réussi à les identifier chez l'embryon de Canard (en fin d'embryogénèse) dans la région proximale. Les recherches sur ce type d'innervation restent encore préliminaires.

L'étude des types cellulaires se rapporte ici à la jeune Pie (capturée au nid). L'aspect morphologique est à rapprocher (Pl. IV, 1, 2) du type folliculaire et lobulaire (Studnička, 1905). La région distale solidement accolée aux méninges est la plus développée et occupe la place laissée vacante par les hémisphères et le cervelet. Mais dans la région moyenne, avec le rapprochement des hémisphères et du cervelet, l'épiphyse se rétrécit pour constituer une tige distale à proximité du plexus choroïde et de la commissure postérieure.

L'épiphyse, enveloppée d'une capsule conjonctive bien vascularisée, n'a de rapport avec le 3ème ventricule qu'aux stades embryonnaires. L'épithélium qui constitue les parois folliculaires et lobulaires est du type sensoriel, très voisin de celui de Lacerta (Pl. IV, 3, 4). Dans les interstices des follicules et lobules, pénètrent la capsule conjonctive et les vaisseaux périphériques (Pl. IV, 1).

L'épithélium est formé de deux types cellulaires essentiels :

- Des photorécepteurs atypiques (= rudimentaires - Collin, 1966 b).
- Des cellules "interstitielles" de type épendymaire - Collin, 1966 b).

Leurs caractères étant comparables à ceux des Lacertiliens ou des Chéloniens, ceci nous évitera d'entrer dans les détails (voir commentaires de la Pl. IV). Dans la lumière de l'épiphyse (comme chez Lacerta), on rencontre assez souvent des macrophages (Pl. IV, 4).

Les photorécepteurs atypiques possèdent dans la lumière un prolongement apical (Pl. IV, 4) plus ou moins gonflé (et pourvu d'organites cellulaires), nanti d'une formation ciliaire plus ou moins dilatée (segment externe atypique) dont la présence ne semble pas régulière. Aucun segment externe, constitué de lamelles régulièrement empilées n'a été observé. Une activité sécrétoire ne peut être établie avec certitude.

Les observations optiques faites chez ce Passereau laissent tirer des conclusions

différentes de celles de Quay et Renzoni (1963). La fonction photoréceptrice sur un matériel très bien fixé ne peut être considérée à la suite d'observations de segments externes atypiques. Cette situation a déjà été envisagée chez Lacerta, bien qu'une fonction sensorielle résiduelle semble persister chez ce Reptile.

Quant aux cellules ganglionnaires, elles ont pu échapper à notre observation mais, en accord avec Oksche et Vaupel-von Harnack (1966), les préparations au Bodian doivent être examinées avec un esprit critique. D'ailleurs, de toute évidence, Quay et Renzoni (1963) sont parvenus à imprégner les cellules dites sensorielles, alors que la méthode précédente ne s'applique, en principe, qu'aux fibres nerveuses.

L'existence de pinéalocytes, ayant perdu la polarité apicale des photorécepteurs rudimentaires, ne nous paraît pas invraisemblable. Il n'est pas exclus que de tels éléments soient confondus avec des photorécepteurs rudimentaires, lorsqu'ils occupent uniquement les régions périphériques des lobules et follicules épiphysaires : ceci est justifié par des observations personnelles concernant l'épiphyse de Sturnus (recherches en cours).

En conclusion, chez Pica, la morphologie épiphysaire suggère, comme celle d'autres Oiseaux, une activité glandulaire (conception des anciens auteurs). La fonction photoréceptrice est très incertaine. Des études en microscopie électronique, en histochimie, s'imposent pour contribuer à résoudre les problèmes de la différenciation sensorielle, de l'activité sécrétoire et de l'innervation.

#### F - MAMMIFERES.

L'épiphyse ou glande pinéale des Mammifères fut la source de très nombreux travaux (voir mise au point de Quay, 1965 a). On rappellera que l'organe compact chez l'adulte perd toute communication avec le 3ème ventricule. Il est richement vascularisé et innervé par des fibres orthosympathiques post-ganglionnaires (péricaryons dans les ganglions cervicaux supérieurs - Ariëns Kappers, 1960, 1965). Les fibres originaires des commissures habénulaire et caudale n'ont vraisemblablement pas de signification fonctionnelle (Ariëns Kappers, 1960, 1965). A côté de cellules qui ne sont pas typiquement épiphysaires (lymphocytes, macrophages, mastocytes, mélanophores, fibrocytes), la grande majorité des auteurs s'accorde, actuellement, pour reconnaître deux types cellulaires fondamentaux :

- les pinéalocytes.
- les cellules "interstitielles" (ou gliales).

Les quantités de monoamines sont variables selon les espèces considérées (Owman, 1965).

## II. - LES CELLULES "INTERSTITIELLES" DE TYPE EPENDYMAIRE.

### EXAMEN AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE ET FONCTION POSSIBLE.

On peut dire que des Cyclostomes aux Oiseaux, les cellules "interstitielles" ne paraissent pas, contrairement aux cellules de type photorécepteur, subir de modifications portantes. Elles sont toujours quantitativement bien représentées. Chez les Ophidiens et les Mammifères, les modifications semblent être à attribuer à l'estompe de la lumière ou cavité épiphysaire et, en conséquence, à la perte d'une polarité apicale (disparition de la bordure à microvillosités). On les a longtemps appelées des "cellules de soutien" chez les Vertébrés autres que les Mammifères. Ce terme nous paraît mal choisi car la fonction reste à démontrer.

Loin d'estimer comme négligeable leur rôle, nous les traiterons cependant à part. En effet, nos propres recherches ne permettent pas de les considérer comme primordiales pour la fonction intrinsèque de l'épiphysse. Les données ultrastructurales laissent plutôt à penser que ce sont les annexes indispensables au bon fonctionnement des cellules de la lignée sensorielle et des éléments nerveux.

#### A - CHEZ LAMPETRA PLANERI (Fig. 4).

##### 1 - Ultrastructure.

Dans leurs investigations préliminaires sur les Cyclostomes, Bertolini et Mangia (1966) les décrivent. Nos résultats étant divergents de ceux des auteurs antérieurs, nous avons estimé utile de reconsidérer les cellules "interstitielles".

Rappelons qu'elles prennent assise sur la membrane basale de la cupule sensorielle (Pl. XII, 2), occupent toute la hauteur de l'épithélium sensoriel et bordent la lumière épiphysaire par leur région apicale (Pl. IX, 1). Contrairement à ce qu'avancent Bertolini et Mangia (1966), l'apex est richement garni de microvillosités irrégulières (Pl. IX, 1) et de quelques cils typiques de structure 9 + 1. Les villosités arborescentes qui atteignent plusieurs microns contiennent un hyaloplasme riche en vésicules de densité équivalente à celle du liquide de la cavité épiphysaire. Latéralement, le cytoplasme apical est en liaison, par des desmosomes, avec les photorécepteurs (Pl. IX, 1). Il est occupé par un appareil de Golgi constitué de quelques dictyosomes pauvres en saccules et bordés de quelques vésicules. Les autres régions de la cellule contiennent les organites suivants :

- Des mitochondries n'offrant pas de particularités notables, nombreuses dans les régions basales.
- Du glycogène particulaire assez fréquent.
- Les polysomes et ribosomes libres se rencontrent surtout dans la région périnucléaire et dans la région basale élargie en socle.
- Un réticulum endoplasmique lisse très abondant; la forme rugueuse est peu développée (Pl. XII, 2).
- Des vacuoles cristallines très nombreuses (Fig. 4; Pl. XII, 1; Pl. XXXVI, 1).
- Des corps myéloïdes (Pl. XXXIII, 1; Pl. XXXVI, 1; Pl. XLI, 2).

Le noyau (Pl. XI, 2) est localisé dans la région moyenne de la rétine. Ovoïde, relativement clair, il est nanti d'un nucléole présentant une zone centrale claire et grossièrement granuleuse, et une couronne périphérique dense finement granuleuse. La chromatine se présente sous forme de petits amas dans tout le nucléoplasme ou alors en amas importants à



proximité de l'enveloppe nucléaire. Cette enveloppe, d'épaisseur irrégulière, communique avec le système réticulaire et est régulièrement perforée de pores diaphragmés. Ce type de noyau se distingue très bien de celui des autres types cellulaires. Il est fréquent de rencontrer, sur ses bords, des dépressions constituant des nids aux corps myéloïdes. Au niveau du "contact", on note souvent un amas chromatinien.

La richesse en organites cellulaires conduit le hyaloplasme à être très réduit en volume.

L'originalité de ce type cellulaire tient donc essentiellement à trois caractères : réticulum lisse abondant, vacuoles cristallines et corps myéloïdes nombreux.

Les corps myéloïdes ont déjà été rencontrés par Bertolini et Mangia (1966), mais leur matériel ne leur a pas permis de signaler les vacuoles cristallines. Les rapports entre ces deux organites méritent d'être analysés.

La constitution des corps myéloïdes est très voisine de celle donnée par Porter et Yamada (1960) à propos de l'épithélium pigmentaire des yeux latéraux de Batracien. Il s'agit d'un empilement de saccules qui n'est pas sans rappeler celui des disques des photorécepteurs. Néanmoins, leur configuration générale rappelle celle des dictyosomes golgiens (Pl. XXXVI, 1) et plus particulièrement ceux des Protozoaires flagellés, caractérisés assez souvent par un nombre important de saccules contigus. L'organite, de forme losangique, plus ou moins étiré en longueur (1 à 6  $\mu$ ) contient de 3 à plus de 60 saccules qui peuvent être très allongés. On rencontre toutes les transitions entre l'aspect général losangique (le plus caractéristique) et des figures concentriques, grâce à des formes en croissant. Après Porter et Yamada (1960), signalons l'existence de rapports étroits avec le réticulum endoplasmique lisse qui est toujours très abondant à la périphérie des corps myéloïdes (Pl. XXXVI, 1; Pl. XLI, 2), de sorte que ces formations seront considérées comme une forme spéciale du réticulum. Au niveau de l'aplatissement des saccules, l'espace entre les membranes bordantes d'un saccule est variable, mais il est, dans certains cas, très réduit (moins de 100 Å). L'extrémité des saccules est toujours dilatée et paraît fermée à cause de l'incidence des coupes. La dilatation peut être assez importante. Un matériel vésiculaire à la périphérie des saccules n'est pas sans suggérer le mécanisme de formation des vésicules et vacuoles golgiennes par bourgeonnement.

Des vacuoles (plusieurs microns), limitées par une membrane simple (Pl. XII, 1, 2), sont très nombreuses. De contenu clair, laissant apparaître des travées fines et denses, elles ne sont pas toujours imprégnées d'Epon (zone centrale de la vacuole - Pl. XXXVI). La nature cristalline, très caractéristique au microscope polarisant (A. Meiniel : communication personnelle) les fait appeler vacuoles cristallines. Présentes également, en moindre abondance dans l'organe parapinéal, elles renferment vraisemblablement de la guanine (d'après les réactions histochimiques effectuées par A. Meiniel).

Les recherches des propriétés physiques et chimiques de ces vacuoles (A. Meiniel et coll.) sont également en cours.

Il apparaît ainsi que soit pour la première fois signalée, dans un même type cellulaire, la présence de corps myéloïdes et de vacuoles cristallines (guanine). Ceci incite donc à voir des filiations entre ces deux types d'organites. Dans de nombreux cas, un corps myéloïde en quart de lune enveloppe une vacuole cristalline, mais la genèse de la vacuole à partir de l'empilement de saccules ne paraît pas évidente. Parfois, les extrémités des saccules sont dilatées au point qu'elles suggèrent un stade primaire de genèse d'une vacuole cristalline. Néanmoins, aucune figure de ségrégation n'est perceptible. La mise en charge en guanine doit trouver une autre interprétation (voir discussion).

Comme signalé plus haut, les vacuoles cristallines sont responsables du potentiel réflecteur du complexe pinéal. Les cellules "interstitielles" forment une capsule pour les cellules ganglionnaires (Pl. XXXIII, 1; Pl. XXXV, 1). Enfin, très rarement (2 cas), on a assisté à la dégénérescence de corps myéloïdes.

## 2 - Discussion.

Cette étude met en évidence des divergences avec les faits relatés par Bertolini et Mangia (1966). On ignore si leurs résultats se rapportent bien à Lampetra planeri ou bien à L. zanandreaei ou L. fluviatilis. Les différences entre les espèces analysées ne sont pas signalées. De plus, l'époque d'étude et le biotope ne sont pas mentionnés. Les figures myéliniques, rencontrées par ces auteurs, dans les cellules "interstitielles", sont interprétées comme le résultat d'une dégénérescence des segments externes de photorécepteurs. Les structures concentriques de membranes de la lumière épiphysaire représenteraient un détachement des disques et la phase précédant la phagocytose. Selon nous, de telles figures concentriques (Pl. VIII, 1) correspondent à des structures normales de disques de segments externes : c'est une conséquence des phénomènes de flexion des disques (CHAPITRE III). Les figures myéliniques en dégénérescence sont à rapporter aux cellules à corps résiduels.

Les corps myéloïdes ont été également signalés dans les cellules "interstitielles" épiphysaires de Batraciens (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963; Kelly et Smith, 1964; Ueck, 1968 b). Dans tous les cas, ils restent énigmatiques. L'étude de Porter et Yamada (1960) conduit à envisager l'hypothèse suivante : les corps myéloïdes pourraient être sensibles à un signal lumineux, mais leur aptitude à le transmettre aux granules pigmentaires (pour expliquer leur migration) ne peut être garantie. Ceci est d'autant plus justifié qu'une migration des pigments affecte, selon Novikoff - cité par Young, 1935 -, l'épiphyse de Lacertilien. Les déplacements des pigments en fonction de l'environnement ne peuvent être expliqués par la présence de corps myéloïdes, puisque ceux-ci sont apparemment inexistant chez les Reptiles étudiés jusqu'à ce jour. De plus, des cellules comme celles du tapetum lucidum d'Elasmo-branchés (Best et Nicol, 1967) sont riches en vacuoles cristallines mais dépourvues de corps myéloïdes, ce qui rend donc extrêmement fragile l'origine des vacuoles cristallines à partir des corps myéloïdes. Enfin, contrairement à un dictyosome golgien, en période d'activité fonctionnelle, les corps myéloïdes présentent un curieux aplatissement des saccules qui n'est pas suggestif d'une mise en charge (en guanine, par exemple). Ainsi, les analogies structurales des dictyosomes et des corps myéloïdes conduisent difficilement à envisager des mécanismes fonctionnels similaires. Le corps myéloïde qui représente une différenciation du réticulum endoplasmique lisse (en accord avec Porter et Yamada, 1960) pourrait correspondre à une forme vidée du réticulum. Les extrémités renflées de ses saccules ou les saccules périphériques (plus dilatés), qu'il faut considérer en relation avec le système réticulaire lisse se rapportent probablement à la phase de mise en charge d'une substance comme la guanine. Dans cette conception, le corps myéloïde avec ses saccules apparaît comme une forme de réserve de conduits réticulaires et les modalités de mise en charge semblent être différentes de celles connues au niveau des dictyosomes. Les vacuoles cristallines correspondent vraisemblablement à des conduits réticulaires très gonflés ayant conservé ou non leurs relations avec le réticulum. Enfin, la mise en charge est peut-être facultative et la présence de corps myéloïdes dans l'épiphyse des Batraciens pourrait signifier (?), dans le cadre de la phylogénie épiphysaire, une forme ancestrale et peut-être inactive du réticulum pour la genèse de cristaux. Les corps myéloïdes sont encore inconnus chez les Poissons. Ils n'ont jamais été signalés chez les Amniotes.

Il est probable que des recherches expérimentales, l'embryogénèse et l'étude du cycle saisonnier devraient permettre de vérifier ou infirmer ces conceptions fondées sur des observations réalisées dans des conditions naturelles strictes (CHAPITRE I).

### - Fonction possible de ce type cellulaire.

Les preuves d'une activité phagocytaire (Bertolini et Mangia, 1966) des cellules "interstitielles" ne sont pas évidentes. Cette activité est à rapporter à un autre type cellulaire : les cellules à corps résiduels. Par la présence de vacuoles cristallines responsables du potentiel réflecteur de l'organe pinéal, les cellules "interstitielles" interviennent indirectement dans l'activité photosensorielle. Les photorécepteurs sont sensibles, vraisemblablement, à une énergie rayonnante directe mais encore rétrodiffusée, fournie par les cellules "interstitielles".



Les autres caractères cellulaires suggèrent une fonction analogue à celle proposée pour les cellules "interstitielles" des Amniotes (voir paragraphe suivant).

## B - CHEZ LACERTA, TARENTOLA, TESTUDO, PICA (Figs. 5, 6, 7, 8).

### 1 - Ultrastructure.

Comme chez Lampetra, elles sont abondantes et alternent de façon plus ou moins régulière avec les photorécepteurs (Pl. XVIII, 1; Pl. XXVI, 1, 3; Pl. XXVII, 1). Elles présentent à la fois des caractères voisins et différents de celles du Cyclostome. Elles occupent toute la hauteur de l'épithélium (Collin, 1966 b, fig. 1; Lutz et Collin, 1967, fig. 1; Collin, 1967 c, fig. 1). La bordure apicale à microvillosités (Pl. XVIII, 1) est plus particulièrement riche en vésicules chez l'Oiseau.

Les organites habituels sont toujours représentés :

- Appareil de Golgi, avec quelques dictyosomes peu développés dans la région apicale (Pl. XIX).
- Chondriome sans particularité notable (Pl. XVIII, 1; Pl. XXX, 2).
- Formations lisses ou rugueuses réticulaires (sacculs et vésicules) sont éparses dans la cellule de même que les ribosomes libres (Pl. XXX, 2).
- Des particules  $\beta$  de glycogène chez Vanellus (Pl. XLIII, 2), des inclusions lipidiques chez Lacerta, Testudo, Pica.
- Les lysosomes sont fréquents.
- De gros granules pigmentaires (Pl. XXXIX, 1) chez les Lacertiliens (Lacerta, Anguis, Tarentola), plus ou moins abondants (voir étude optique).

Le noyau, sans particularité ultrastructurale, a une position apicale (surtout chez Testudo) mais le plus fréquemment basale (Pl. XXIII).

A proximité de la limitante basale, le hyaloplasme est sillonné de microfilaments (diamètre 60-80 Å) formant de véritables faisceaux ou figures tourbillonnaires (surtout chez Tarentola, Pica : Pl. XXIV, Pl. XLVII, 1).

### 2 - Discussion.

Malgré les études ultrastructurales (ici allégées de détails), la fonction des cellules "interstitielles" (ou épendymocytes, cellules épendymaires, "supportive elements", Stütz-zellen, ependymale Begleitzellen) reste hypothétique. Le fait qu'elles occupent toute la hauteur de l'épithélium (relations avec la cavité de l'organe et les espaces périvasculaires), qu'elles renferment un matériel vésiculaire lisse (microvillosités et hyaloplasme), suggère des échanges entre la cavité épiphysaire et le milieu interne. Les cellules "interstitielles" pourraient intervenir dans la production et le renouvellement du liquide (de nature inconnue) de la cavité épiphysaire.

Une activité sécrétoire ne peut être décelée, même après les recherches histochimiques. De telles cellules pourraient permettre l'absorption de certains précurseurs, les transformer plus ou moins et les transmettre (directement ou indirectement - par l'intermédiaire de la cavité épiphysaire) aux éléments sensoriels et nerveux. Elles accompagnent toujours ces constituants, et comme chez Lampetra, elles emballent les rares cellules ganglionnaires de Lacerta (Fig. 6). Mais leur rôle dans une fonction d'excrétion (Wartenberg et Baumgarten, 1968) ne peut être retenu sur notre matériel (CHAPITRE III). De la même façon, une fonction sécrétoire (Quay, Renzoni et Eakin, 1968) ne trouve pas ici d'arguments favorables.

En conclusion, les cellules "interstitielles", dont la fonction est délicate à interpréter sans intervention expérimentale, ne jouent vraisemblablement pas un rôle primordial.



permettant de définir la fonction intrinsèque épiphysaire. Il semblerait plutôt qu'elles interviennent dans des phénomènes d'échanges entre le milieu interne et l'organe pinéal. Dans cette conception, leur présence paraît être indispensable à l'activité sensorielle et sécrétoire de l'épiphyse. Elles méritent alors d'être considérées comme les annexes nécessaires aux cellules de type photorécepteur et aux constituants nerveux efférents.

### III. - LES CELLULES A CORPS MYELINIQUES ET RESIDUELS DE LAMPETRA

(Fig. 4).

Ce type cellulaire ne semble avoir été actuellement démontré que chez les Cyclostomes. On ne reviendra pas ici sur les rapports avec les autres types cellulaires.

L'examen au microscope électronique permet d'envisager un certain nombre de similitudes avec les cellules ganglionnaires (Collin, 1968 d).

L'aspect du réticulum lisse ou rugueux, les polysomes, le chondriome, l'appareil de Golgi qui donne naissance à des grains denses rares (de 600 Å à 1300 Å de diamètre), les plages de glycogène particulaire, les corps denses (lipofuschine ?) sont tout à fait comparables aux mêmes organites des cellules nerveuses (voir leurs particularités : CHAPITRE IV). Cependant les "subsurface cisterns" et les neurotubules de type a, ne sont pas reconnus. Des microtubules (comparables aux neurotubules de type b) sont épars dans le cytoplasme ou alors groupés en faisceaux importants, orientés selon l'axe d'un prolongement (le plus souvent apical). De telles cellules qui peuvent communiquer avec la cavité de l'organe pinéal, paraissent dépourvues dans certains cas de microvillosités. Elles possèdent un noyau à propriétés chromophiles différentes de celles des cellules ganglionnaires (voir étude optique).

L'originalité de ces éléments tient à la présence de figures myéliniques (de taille variable, mais de plusieurs microns), présentant les aspects les plus divers dans leur degré de complexité. Les corps myéliniques sont peu à peu dégradés pour donner des inclusions très denses et hétérogènes : les corps résiduels. Corps myéliniques et corps résiduels atteignent des tailles équivalentes aux 3/4 du noyau. Ils dépriment régulièrement le noyau qui prend un aspect cupuliforme. L'origine de ce matériel qui entre en dégénérescence ne peut encore être démontré de façon irréfutable. Il peut dériver d'une dégradation des segments externes à disques ou encore de la dégénérescence de corps myéloïdes. Mais alors, comment expliquer que les cellules à corps résiduels sont rencontrées dans le tractus nerveux ? Il faudrait donc, en plus, envisager des propriétés migratrices. Quant aux grains denses produits au niveau de l'appareil de Golgi, leur nature reste hypothétique (voir discussion à propos des cellules ganglionnaires).

Les cellules à corps résiduels sont donc douées de propriétés phagocytaires. Bertolini et Mangia (1966) les ont vraisemblablement confondues avec les "cellules de soutien".

Leur présence exclusivement démontrée jusqu'ici chez Lampetra, leurs caractères assez voisins des cellules ganglionnaires, leur localisation (région basale de la rétine ou dans le tractus pinéal) ne sont pas sans faire penser qu'il pourrait s'agir d'un type cellulaire d'origine nerveuse ayant subi des modifications en cours de différenciation et, en conséquence, une mutation fonctionnelle. Correspondent-elles à des cellules ganglionnaires modifiées ou bien encore à des éléments qui, chez les Cyclostomes primitifs, auraient représenté les homologues des neurones bipolaires de la rétine des yeux latéraux de Vertébré ? Des études ontogénétiques ou comparées pourraient permettre de répondre à cette question. De plus, l'étude de l'organe pinéal, sur un cycle annuel, devrait contribuer à fixer l'origine exacte du matériel qui est dégradé.



### CHAPITRE III.

#### DIFFERENCIATION ET RUDIMENTATION DES CELLULES DE TYPE PHOTORECEPTEUR. CONSEQUENCES FONCTIONNELLES.

##### I. - DIFFERENCIATION DES PHOTORECEPTEURS.

(ORGANE PINEAL DE L'AMMOCETE ET DE L'ADULTE DE LAMPETRA PLANERI - Fig. 4).

##### A - GENERALITES.

###### 1 - Historique.

Chez les Anamniotes, malgré les investigations poursuivies sur l'épiphyse des Batraciens, surtout (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963; Eakin, Quay et Westfall, 1963; Kelly et Smith, 1964; Kelly, 1965; Ueck, 1968 b), et celle des Poissons (Breucker et Horstmann, 1965; Rudeberg, 1966; 1968 a, b; 1969 b; Oksche et Kirschstein, 1967) un certain nombre de problèmes ne sont pas résolus au niveau des cellules sensorielles ou photorécepteurs.

Ce sont les raisons pour lesquelles ont été abordées ces recherches, en utilisant comme matériel d'études les Cyclostomes et plus particulièrement un Pétromyzontoïde : Lampetra planeri.

Les investigations effectuées en microscopie électronique sont rares jusqu'en 1966. Eakin et Westfall (Eakin, 1963) relatent, brièvement, avoir trouvé, chez Petromyzon marinus, "des photorécepteurs du type ciliaire dans les yeux pinéal et parapinéal d'ammocètes". De plus, ils remarquent que le segment externe des cellules sensorielles de l'organe pinéal est constitué d'un "empilement de disques arrangés irrégulièrement" et concluent que les deux organes sont sensoriels. Plus récemment, dans l'organe pinéal de Lampetra zanandreaei (Vladikov), Lampetra planeri (Bl.), Lampetra fluviatilis (L.), Bertolini et Mangia (1966) montrent trois types cellulaires.

Les observations, faites chez Lampetra planeri, étant assez différentes de celles de ces auteurs, il nous a paru intéressant de reconsidérer les types cellulaires (Collin, 1968 d) et de combler d'importantes lacunes concernant les rapports : structure et fonction. Les conclusions, relatives à la fonction sensorielle (Eakin, 1963; Bertolini et Mangia, 1966), ne sont basées que sur quelques caractères se rapportant essentiellement au segment externe des cellules sensorielles.

Les photorécepteurs de Lampetra planeri ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux : Collin, 1968 d; 1969 a; Collin et Meiniel, 1968 a et b.



## 2 - Moyens pour apprécier une activité photosensorielle.

### a) Critères.

Pour être définie, une activité photosensorielle requiert un certain nombre de critères. Pour les organes pariétaux, deux méthodes sont actuellement très fréquemment utilisées :

- Les recherches morphologiques et cytologiques comparées qui représentent, sur tout dans le cas particulier de l'organe pinéal, le point de départ des recherches expérimentales.

- Les études physiologiques et principalement électrophysiologiques qui consistent, grâce à l'implantation d'électrodes métalliques, à enregistrer des réponses photiques en rapport avec les modifications d'impulsions des cellules ganglionnaires.

Il va sans dire que ces deux méthodes se complètent et sont quelque peu tributaires des résultats obtenus au niveau de la rétine des yeux pairs. Bien qu'elles soient insuffisantes, elles permettent cependant, de jour en jour, de préciser ou d'infirmar les conceptions classiques.

- Des investigations, dans le domaine de la cytochimie, se développent actuellement. Les recherches biochimiques concernant la nature du neurotransmetteur ne paraissent pas avoir encore été abordées. L'isolement d'un photopigment n'est pas réalisé.

### b) Les cellules sensorielles : structure en rapport avec la fonction.

"There is no real difference between structure and function; they are the two sides of the same coin".

(Szent - Gyorgyi, 1951).

L'intérêt du problème étant de résoudre certaines étapes de transformation de l'organe pinéal et la perte d'une fonction sensorielle, la méthode ultrastructurale a actuellement notre préférence. D'ailleurs, Oksche (1965) avait déjà pressenti l'importance des critères cytologiques pour interpréter la fonction intrinsèque de chaque organe pinéal.

Il est bien connu, maintenant, que les photorécepteurs des yeux latéraux représentent les éléments les plus différenciés de la rétine. Un photorécepteur présente, tant sur le plan morphologique que fonctionnel, un aspect bipolaire de la même façon, d'ailleurs, qu'une cellule nerveuse. De plus, l'appellation "cellule neurosensorielle photoréceptrice" trouve encore justification dans l'origine embryologique.

A côté des autres caractères cellulaires, doivent être envisagés plus particulièrement ceux des pôles photorécepteurs et neurotransmetteurs. La cellule photosensorielle des yeux pairs, généralement filiforme, présente consécutivement :

- Le segment externe : ou pôle récepteur - c'est-à-dire transformateur d'énergie - est caractérisé par un empilement de disques contenant les photopigments.

- Le segment interne présente :

- . Un centre organisateur du segment externe.

- . Un ellipsoïde (à nombreuses mitochondries) qui suggère un métabolisme d'oxydation intense, associé à la photoréception et à la transmission de l'excitation.

- . Des réserves d'énergie (glycogène associé ou non à un parabolioïde).

- . Le myoïde avec des organites de synthèse (ribosomes libres ou annexés aux membranes ergastoplasmiques) et de sécrétion (appareil de Golgi).

- Le corps cellulaire avec le noyau.

- Le prolongement "nerveux" (pied, sphérule ou pédicule synaptique) : c'est le pôle neurotransmetteur dont les différenciations synaptiques sont impliquées dans la transmission de l'excitation.

De tels caractères qui s'appliquent à la cellule photosensorielle des yeux pairs doivent trouver leurs homologues dans un organe pinéal : ils font partie de conditions nécessaires et non suffisantes pour définir une fonction photoréceptrice. Dans le cas, au contraire,

où ces conditions ne sont pas remplies et, plus particulièrement, si les pôles récepteur et neurotransmetteur sont affectés d'une régression ou d'une rudimentation poussée, il n'est alors plus possible de justifier d'une activité photosensorielle.

### 3 - Introduction à l'étude des photorécepteurs de *Lampetra*.

Depuis qu'une pluralité des cellules de type sensoriel a été établie chez un Amniote (Lacerta, Collin, 1968 c), l'hypothèse d'une telle diversité a été soulevée en ce qui concerne les Anamiotes. Notre attention s'est alors portée sur l'épiphyse de Lampetra. Cette variété n'apparaît pas encore de façon nette, bien que certains caractères du segment externe, au premier abord, la suggèrent. Cependant, de tels critères ne sont pas suffisants pour établir la pluralité. En effet, on ne doit pas omettre qu'un cycle de renouvellement des segments externes peut intervenir (suggestion déjà faite, pour d'autres groupes, par plusieurs auteurs) et que les disques constituent un matériel très fragile aux fixateurs (Rüdeberg, 1968 a, b; Oksche et Kirschstein, 1968). Nous nous sommes néanmoins placé dans les conditions de fixation qui paraissent, actuellement, des plus favorables.

A cause des intrications cellulaires, les photorécepteurs, - comme les autres types cellulaires - restent délicats à étudier. Cependant, les techniques utilisées (CHAPITRE I) fournissent ici un excellent contraste par "densification" hyaloplasmique des cellules sensorielles. Le hyaloplasme, pour des raisons qu'on ignore, prend un aspect assez sombre qui offre un véritable marquage, par rapport aux autres types cellulaires. Ce procédé est particulièrement intéressant pour l'étude de l'ultrastructure et des contours cellulaires ainsi que pour l'exploitation de futurs résultats expérimentaux.

Par son aspect grêle et allongé (Pl. I, 1), le photorécepteur rappelle les cellules sensorielles des yeux latéraux. Nous avons déjà pu distinguer, tant en microscopie optique (CHAPITRE II) qu'en microscopie électronique (Collin, 1968 d), quatre régions qui seront successivement étudiées. Pour l'illustration schématique de ce type cellulaire, se reporter également à la Figure 4.

## B - LE SEGMENT EXTERNE.

Son ultrastructure a fait l'objet de brèves études chez d'autres Cyclostomes (Eakin, 1963; Bertolini et Mangia, 1966). Il est nécessaire d'apporter des précisions nouvelles et de définir l'originalité de cet article.

### 1 - Le centre organisateur ou diplosome (Pl. VI, 4).

Bien que le diplosome appartienne au segment interne, son étude sera incorporée dans celle du segment externe. En effet, il est bien connu, maintenant, chez les yeux pairs et l'organe frontal des Anoures (Eakin et Westfall, 1961), que l'un des deux centrioles est responsable de la genèse du cil ou flagelle en général et du segment externe des cellules photosensorielles. Depuis les recherches de Nilsson (1964), il apparaîtrait d'ailleurs que les travaux antérieurs à 1964 soient entachés d'artefacts, principalement dans des études se rapportant aux mécanismes de différenciation des disques. Mais il n'en demeure pas moins vrai que tous les auteurs reconnaissent l'appareil centriolaire comme engendrant le segment externe. Bien que de nombreux chercheurs l'aient signalé pour les cellules sensorielles des dérivés pariétaux, son ultrastructure n'est pas résolue, avec précision, à cause des difficultés rencontrées dans l'obtention des coupes favorables. En fait, les recherches sur Lampetra montrent qu'il est très voisin de celui des yeux pairs et que, jusqu'ici, rien ne permet de le différencier nettement d'autres diplosomes observés dans des cellules très diverses.

PLANCHE V.

SEGMENTS EXTERNES DE TYPE RUDIMENTAIRE OU IRREGULIERS CHEZ LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète (L = 13 cm); 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 15 000).

Un segment interne (Si) montre le centre organisateur (C). En Sc, le segment connectif se prolonge par le segment externe Se<sub>1</sub>, en forme de massue (aspect rudimentaire). Dans la partie apicale, à côté d'une vésicule, six disques courts sont apparemment fermés. Le segment externe Se<sub>2</sub> à disques plus ou moins onduleux épouse une forme de capuchon. (L : lumière).

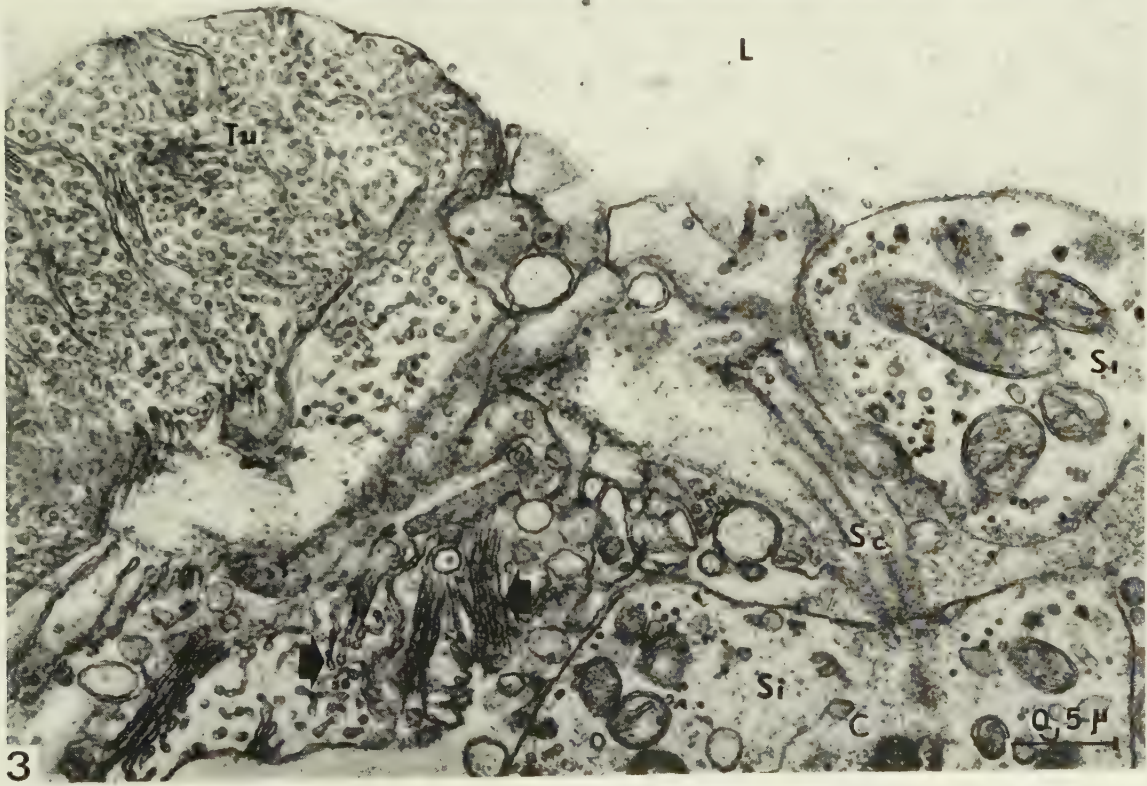
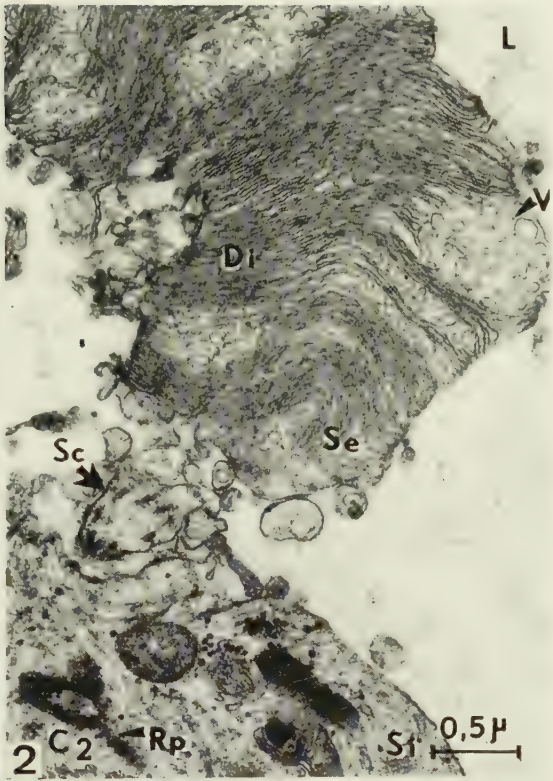
Fig. 2 - Ammocète (L = 15,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 24 000).

Le segment interne (Si) avec un centriole (C<sub>2</sub>) possède de toute vraisemblance un segment externe (Se) à composantes variables. Remarquer des disques (Di) plus ou moins réguliers et des vésicules (V). La membrane plasmique est apparente au niveau des concentrations de vésicules. Elle est discontinue au niveau des disques. Les neuf doublets de tubules du segment connectif (Sc) apparaissent en coupe oblique. (L : lumière; Rp : racine à striation périodique).

Fig. 3 - Ammocète (L = 11 cm); 2 Février (matin); Os-Ph.  
(X 30 000).

Segment externe du type irrégulier. Dans la région moyenne et apicale, nous distinguons nettement des structures tubuleuses (Tu). Les disques sont très rares. Les tubules sont, ou non, en relation avec la membrane plasmique. Ce type de segment externe reste délicat à interpréter (voir texte). Les flèches indiquent des images de fragmentation de tubules (ou disques ?) en vésicules (artéfact ?). En double fixation, nous obtenons des images (très rares) comparables. Dans le segment interne (Si), le diplosome (C) se prolonge par la structure ciliaire du segment externe. (L : lumière; Sc : segment connectif).







Le diplosome (unique pour une cellule sensorielle) occupe la partie tout à fait distale du segment interne (Pl. V; Pl. VI, 2, 4) soit en son milieu, soit latéralement. Les deux centrioles C<sub>1</sub> (centriole distal = axial) et C<sub>2</sub> (proximal = oblique) sont régulièrement répartis, perpendiculairement, l'un par rapport à l'autre (Pl. VI, 4). L'ultrastructure cylindrique des centrioles apparaît grâce aux sections longitudinales de C<sub>1</sub> (Pl. V, 1; Pl. VI, 2, 4) et transversales de C<sub>2</sub> (Pl. VI, 1, 4). En fonction de l'orientation choisie (coupes parallèles au plan sagittal), C<sub>2</sub> est assez souvent sectionné obliquement ou transversalement et C<sub>1</sub> obliquement ou longitudinalement. L'extrémité distale de C<sub>1</sub> est située au niveau de la membrane plasmique du segment interne (Pl. VI, 4), l'axe de C<sub>1</sub> étant perpendiculaire à la surface cellulaire. Sur la Pl. VI, 4, on reconnaît en C<sub>2</sub> les neuf triplets périphériques régulièrement répartis. Il n'y a pas de différenciation centrale apparente.

Le centriole C<sub>1</sub> engendre une formation externe à la cellule sensorielle, le segment externe, mais encore des dérivés intracytoplasmiques, les racines "ciliaires" à striation périodique. Ces formations prennent origine sur le bord externe des triplets (Pl. VI, 4) ou encore à l'extrémité proximale de C<sub>1</sub> (Pl. VI, 2, 4). Elles représentent les équivalentes des structures péricentriolaires ou satellites. Au point de contact avec les triplets, les racines ne présentent pas de structure particulière. Leur développement en longueur et en épaisseur est variable selon les cellules considérées. Certaines apparaissent avec une épaisseur constante, d'autres au contraire ont un aspect fusiforme. S'enfonçant soit latéralement, soit en profondeur dans le cytoplasme, elles se caractérisent par une striation transversale périodique. L'intervalle séparant les stries est occupé par des fibres longitudinales en nombre variable.

## 2 - Le segment connectif (Pl. V, 1, 2, 3; Pl. VI, 1, 2, 4; Pl. VII, 1, 3).

Aux stades embryonnaires, il a été **montré**, chez d'autres espèces, qu'une poussée de deux des triplets de tubules de C<sub>1</sub> et un soulèvement de la membrane cellulaire, sont responsables de la genèse du segment externe (Eakin et Westfall, 1961, pour les photorécepteurs de l'organe frontal). Le segment connectif coupé transversalement, permet de reconnaître (Pl. V, 2; Pl. VII, 3) les composantes d'un cil modifié à savoir : 9 doublets périphériques + O doublet central, caractéristiques des éléments sensoriels. La base du segment connectif n'a pas un aspect circulaire mais présente, au même titre que la base de certains cils et flagelles (Joyon et Mignot, 1969), un aspect d'étoile à neuf branches. A ce niveau, les 9 branches peu développées sont constituées par des replis de la membrane plasmique (Pl. VII, 3). Les sections transversales présentent une symétrie d'ordre 9. En effet, les neuf doublets, encore répartis régulièrement, sont situés, chacun, en face d'un bras (Pl. VII, 3). Chaque doublet est connecté par une formation (ayant l'aspect d'un fin filament sur les coupes transversales) à un article arqué, appliqué au fond du bras (Pl. VII, 3). Au fur et à mesure qu'on s'éloigne de C<sub>1</sub>, cette structure étoilée s'efface dans le segment externe de sorte que la symétrie d'ordre 9 disparaît. Les doublets s'écartent de façon plus ou moins régulière dans la massue ciliaire. On appelle massue ciliaire la région hyaloplasmique du segment externe contenant les 9 doublets (Fig. 3; Pl. VI, 2; Pl. VII, 1). Depuis les travaux de Young (1968) et Young et Droz (1968) sur les photorécepteurs rétiniens, il est hautement probable que le segment connectif constitue une zone importante de transport de substances telles que des protéines néoformées (pipe-line de Young, 1968).

## 3 - Les différents types de segments externes.

En fonction du degré de différenciation des disques, les segments externes ont été classés en trois groupes : type d'aspect rudimentaire; type irrégulier à composantes variables; type à disques bien différenciés.



PLANCHE VI.

CENTRE ORGANISATEUR ET SEGMENT EXTERNE DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète; 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.

(X 14 500).

Vue générale d'un segment externe (Se) en relation avec le centre organisateur (C) du segment interne (Si), par un segment connectif (Sc).

(L : lumière).

Fig. 2 - Ammocète (L = 10 cm); 28 Décembre; Gl-Os-Ph.

(X 26 000).

Relation entre le segment interne (Si) et le segment externe (Se). Le centriole (C<sub>1</sub>) à racine striée périodiquement (Rp) émet des doublets de tubules (Dt) dans la massue ciliaire (Mc). Au niveau des disques, remarquer des inflexions. Dans la région du segment externe (type cône), opposée à la massue ciliaire (flèche, en bas, à droite), les disques (Di<sub>l</sub>) sont ouverts (rappel de l'invagination) alors qu'ils sont fermés du côté de la massue. Quelques disques du type court (Di<sub>c</sub>) sont visibles dans la région proximale du segment externe, à proximité du segment connectif (Sc).

(El : ellipsoïde, L : lumière; M : mitochondrie).

Fig. 3 - Ammocète; 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.

(X 108 000).

Coupe transversale des disques (Di) entre lesquels se trouvent les espaces hyaloplasmiques (Eh).

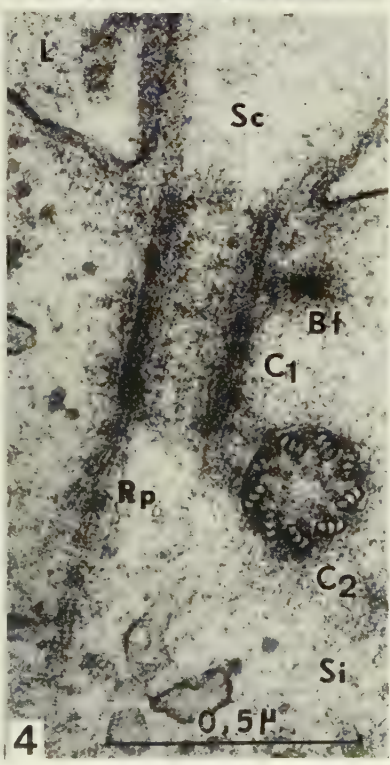
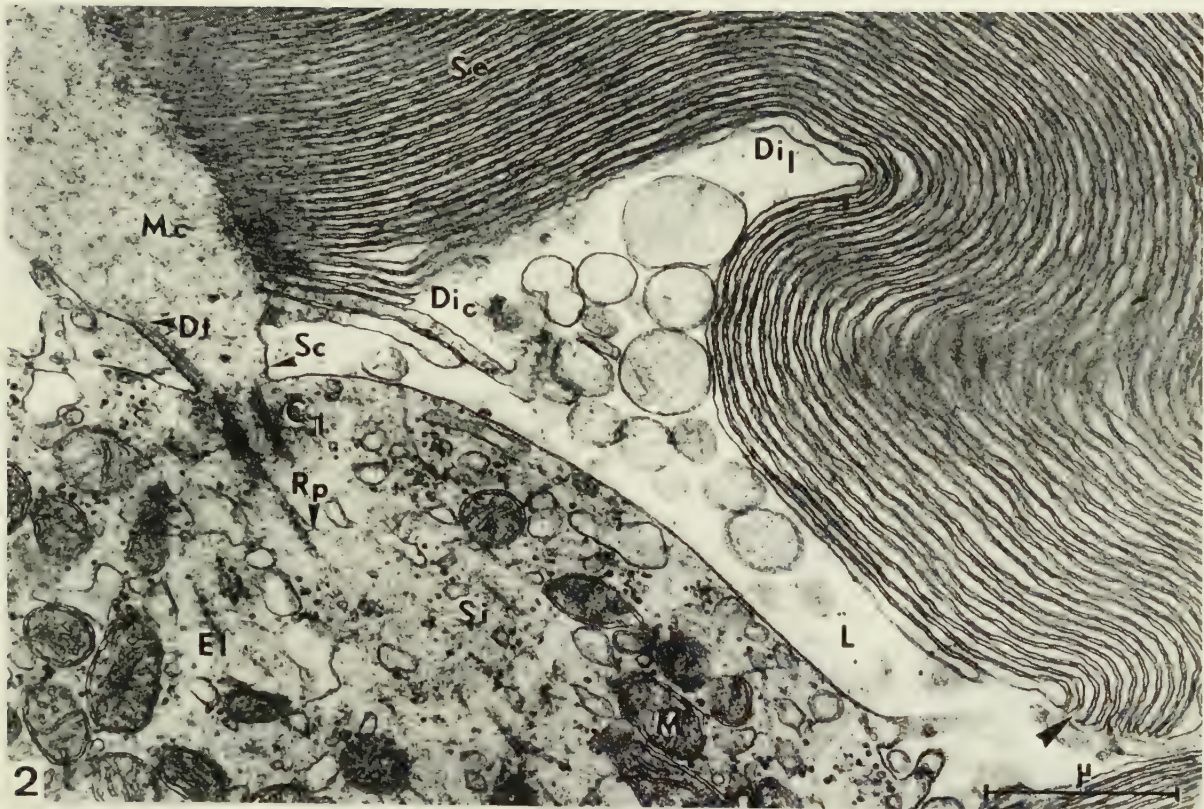
Chaque disque est constitué (Di) de deux membranes (= membrane plasmique repliée), séparées par un espace clair. Chaque membrane laisse apparaître son ultrastructure fine (2 zones denses séparées par une zone claire dans laquelle on observe souvent des ponts : tiers basal de la figure).

Fig. 4 - Ammocète (L = 10 cm); 28 Décembre; Os-Ph.

(X 69 000).

Le centre organisateur du segment interne (Si) d'un photorécepteur est constitué de deux centrioles (C<sub>1</sub> distal = axial et C<sub>2</sub> proximal = oblique). Le centriole C<sub>2</sub> montre les neuf triplets de tubules. Le centriole C<sub>1</sub> émet les doublets de tubules dans le segment connectif (Sc). Dans la région proximale de C<sub>1</sub>, un triplet se prolonge par une racine à structure périodique (Rp). De plus, un "basal foot" (Bf) également à structure périodique, prend naissance dans la région moyenne d'un triplet de C<sub>1</sub>.

(L : lumière).









a) Segment externe d'aspect rudimentaire - Type 1 - (Pl. V, 1).

Rare, c'est une sorte de massue (longueur de 2 à 4  $\mu$ ) de forme assez semblable à celle rencontrée chez les Sauropsidés (Collin, 1966 a, b, c, 1967 a, 1968 b; Lutz et Collin, 1967, Oksche et Kirschstein, 1968; Fujie, 1968; Vivien-Roels, 1969; Petit, 1969) ou encore chez le Vairon (Oksche et Kirschstein, 1967). Néanmoins, il en diffère par sa pauvreté en matériel vésiculaire. De plus, il faut noter la présence de quelques disques très courts, répartis perpendiculairement à l'axe de la massue et à proximité de la membrane plasmique avec laquelle ils sont, ou non, en relation (Pl. V, 1). Ces disques s'observent généralement dans la région la plus distale du segment externe.

On doit se demander si les cellules auxquelles se rapportent ces segments externes sont incapables d'une différenciation complète, comme c'est le cas des Sauropsidés, ou bien encore s'il s'agit d'une forme embryonnaire. De tels constituants n'appartiennent-ils pas tout simplement à un segment externe du type 3 (voir ultérieurement) dont aurait été sectionnée uniquement la massue ciliaire ? En effet (Fig. 3; Pl. VII, 1), nous avons remarqué très souvent que la région du segment externe, qui contient les neuf doublets de tubules, constitue une sorte de massue bien individualisée et contiguë à l'empilement des disques. Il n'est pas impossible que, dans certains cas, les coupes passent uniquement au niveau de cette massue. Mais lorsqu'on considère, avec Holmgren (1918), qu'un renouvellement des segments externes est possible, on peut alors suggérer un stade de renouvellement. Dans le cas, au contraire, où la différenciation aboutit à un stade rudimentaire, on pourrait avoir affaire à un photorécepteur rudimentaire. Cette conception d'une rudimentation n'est pas invraisemblable si l'on considère que Mordacia mordax (Studnička, 1905) a perdu l'organe parapinéal et que les Myxinidés ne paraissent pas être pourvus de complexe pinéal. Néanmoins, une telle rudimentation, de toute façon quantitativement minime est difficile à assurer car d'autres caractères, évidents, de régression ne sont pas encore établis. Ce type de segment externe reste donc actuellement énigmatique et avant de conclure sur sa nature rudimentaire, il faudra, par la technique des coupes sériées, s'assurer qu'il ne représente pas - tout simplement - la région ciliaire en massue d'un segment externe de type 3.

b) Segment externe à composantes variables ou du type irrégulier - Type 2 - (Pl. V, 2, 3).

Comme pour les articles externes précédents, leur représentation numérique est 1967, Oksche et Kirschstein, 1968; Fujie, 1968; Vivien-Roels, 1969; Petit, 1969) ou encore les caractérisent : vésicules, tubules et disques. Selon les cas, il existe une prédominance de l'un ou l'autre élément (Pl. V, 2, 3). L'extension en longueur de ce type d'article est toujours bien plus importante que dans le cas précédent. Les relations entre composants et membrane plasmique varient selon l'organite considéré. En effet, les vésicules - apparemment closes - sont dépourvues de rapports avec la membrane plasmique (Pl. V, 2), alors que les tubules - plus ou moins contournés - sont en relation avec la membrane limitante (Pl. V, 3), ce qui pourrait suggérer leur formation par invagination. Par la diversité des constituants il faut alors parler de segment externe irrégulier comme l'a proposé Eakin (1963). Néanmoins, contrairement à Eakin et Westfall (Eakin, 1963), qui paraissent avoir trouvé une majorité de segments externes de ce type chez Petromyzon marinus, il s'agit, ici, de cas rares.

D'autres auteurs, chez les Anoures, ont signalé de tels faits (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963; Kelly et Smith, 1964) sur des animaux normaux ou ayant été placés dans des conditions expérimentales : carence en vitamine A (Eakin, 1964), obscurité (Petit, 1968) pour l'oeil pariétal. Il semblerait (d'après les observations optiques ?) qu'il existe davantage de segments externes irréguliers dans la lumière de l'atrium. Mais, des contrôles électroniques n'ayant pas été réalisés dans cette région particulière, il est actuellement difficile d'assurer s'il s'agit de telles formations ou encore d'éléments membranaires en dégénérescence.

Ces segments externes ne sont donc pas spécifiques de l'épiphyse de Lampetra. Pour l'interprétation de telles formations nous sommes placés devant plusieurs éventualités.

PLANCHE VII.

SEGMENTS EXTERNES DE TYPE REGULIER CHEZ LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète (L = 13 cm); 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 27 000).

Dans le prolongement apical (Pap) du segment interne, apparaît la structure centriolaire (C). Le glycogène (Gl) est assez abondant. Ces particules sont libres ou groupées en amas peu développés. Dans le segment connectif (Sc) de la massue ciliaire (Mc), constater des doublets de tubules. Tous les disques ( $Di_c$  et  $Di_l$ ) sont fermés du côté de la massue ciliaire (Mc), de même qu'au-delà, en se rendant dans la région distale du segment externe. La membrane plasmique (Mp) est bien individualisée sur une bande relativement étroite, localisée dans le prolongement de la massue ciliaire. Dans la région proximale du segment interne, se reconnaît un empilement de disques courts ( $Di_c$ ), alors qu'au-delà, les disques sont de type long ( $Di_l$ ). Si l'ultrastructure des disques apparaît normale, l'espace hyaloplasmique, entre deux disques, est parfois dilaté. Sur toute la section, ce segment externe montre 120 disques (qui ne sont pas tous visibles ici).  
(L : lumière).

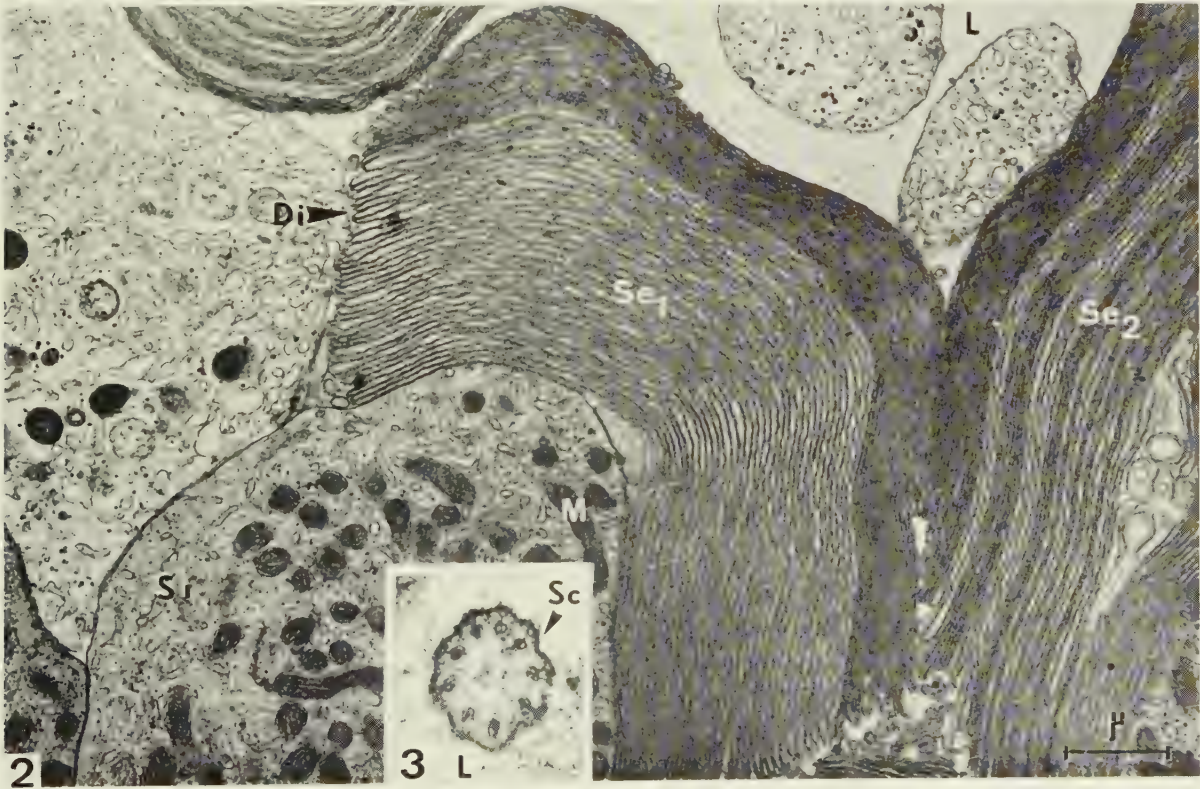
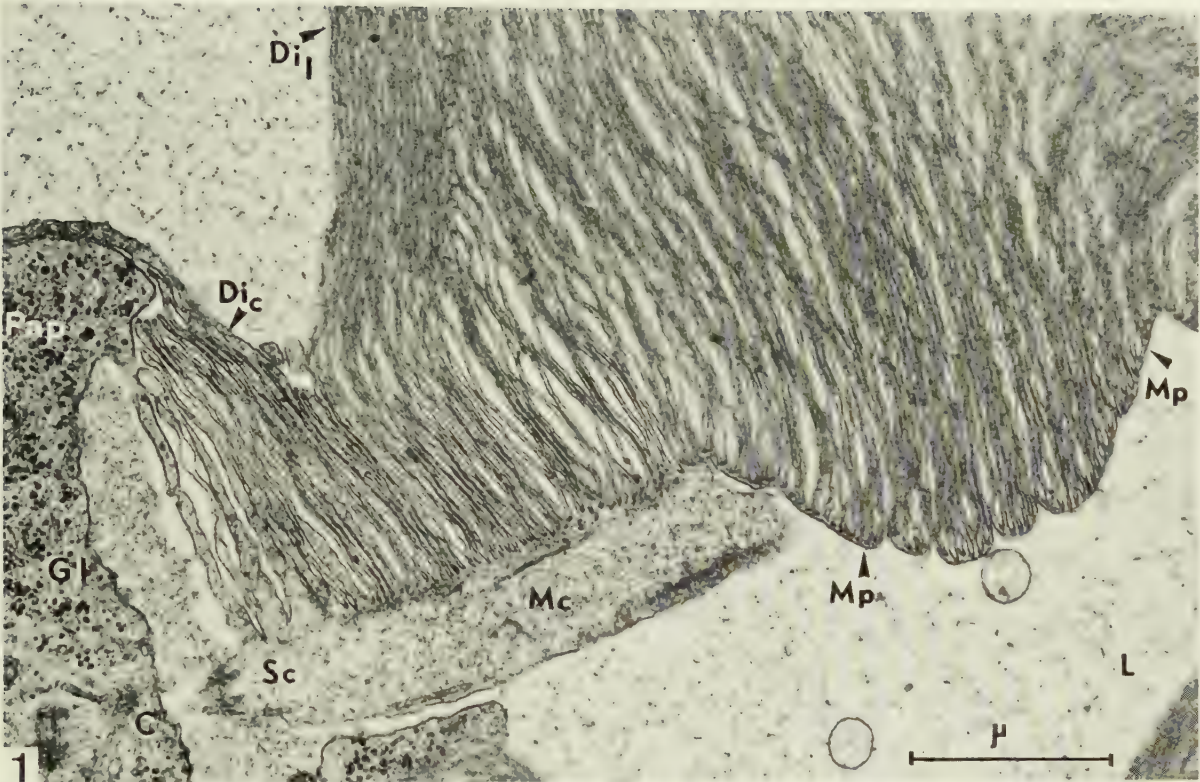
Fig. 2 - Adulte; 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 14 000).

Un segment interne (Si), à mitochondries (M), est encapuchonné partiellement par un segment externe ( $Se_1$ ) formé d'un empilement de disques moyennement "longs" (10  $\mu$  environ). En fait, il ne s'agit pas ici de longueur proprement dite (voir texte), vu l'orientation du segment externe. Les extrémités des disques ( $Di$ ) sont directement connectées avec la membrane plasmique, de sorte que celle-ci n'apparaît pas individualisée. La structure ciliaire est localisée soit en avant, soit en arrière du plan de coupe. Remarquer également, dans les segments externes  $Se_1$  et  $Se_2$ , que les membranes des disques sont plus ou moins sensibles aux contrastants. Les disques de  $Se_1$  et  $Se_2$  sont, à leur extrémité (côté droit de la figure), disposés en gradins.  
(L : lumière).

Fig. 3 - Ammocète (L = 15 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 38 500).

Section transversale d'un segment connectif (Sc), dans la région basale. La structure étoilée, de symétrie d'ordre 9, apparaît nettement. Remarquer les neuf doublets de tubules, "en relation" avec la membrane unitaire plasmique (voir texte).  
(L : lumière).









Soit la fixation provoque une ségrégation et une rupture des disques (Pl. V, 3), soit nous sommes en face d'une phase de différenciation et nous rejoignons la théorie morphogène d'avant Nilsson (1964). Ou bien encore, il s'agit d'un segment externe à différenciation terminée et anormale représentant, peut-être, une phase intermédiaire de rudimentation (Collin, 1968 b). Enfin, un stade de pré-dégénérescence ne peut être écarté. Actuellement, un désaccord subsiste à propos des mécanismes embryonnaires de la différenciation des disques des yeux pairs. Certains auteurs pensent, avec De Robertis (1956), que les vésicules et tubules primordiaux, nés par invagination de la membrane plasmique, représentent un matériel morphogène. Néanmoins, cette façon de voir nécessite un remodelage et une orientation des disques pour une position définitive perpendiculaire à l'axe longitudinal de la cellule. Au contraire, selon Nilsson (1964), il serait vraisemblable que les vésicules dérivent d'une dissociation des disques néoformés (artefact) car dans la rétine embryonnaire (fixée dans de bonnes conditions au tétr oxyde d'osmium), il n'existerait pas de structures vésiculaires avant la genèse des disques. La rapidité des processus de fixation paraît être prépondérante pour éviter d'éventuels artefacts. Ce problème de la différenciation aux jeunes stades n'est pas définitivement résolu et, dans le cas précis de Lampetra, il est délicat de tirer des conclusions. Mais, s'il s'agit vraiment d'artefacts on doit se demander pourquoi un nombre très restreint de segments externes est affecté par le phénomène, d'autant plus que les conditions de fixation sont favorables (moins d'une minute après le sacrifice).

Ainsi, il apparaît que les segments externes, du type 1 et 2, restent délicats à interpréter. Le fait que nous ne les ayons trouvés que très rarement dans l'organe pinéal de Lampetra ne paraît pas avoir d'incidence sur la fonction sensorielle de la cupule.

c) Segments externes à différenciation régulière - Type 3 - (Fig. 3; Pl. VI, VII et VIII).

Prédominants dans l'organe pinéal de Lampetra, ces segments externes sont constitués de disques réguliers.

Les rapports, existant entre la membrane plasmique et les disques, représentent des critères importants, pour établir si ce type de segment externe est voisin de celui des cônes ou des bâtonnets de la rétine des yeux latéraux. Afin de considérer de tels rapports, il sera fait appel aux données de Nilsson (1964) qui concernent les mécanismes de genèse des disques pendant la vie embryonnaire (yeux latéraux de Rana pipiens).

- Similitude des segments externes de Lampetra avec ceux des cônes rétinien.

Selon Nilsson (1964), qu'il s'agisse des cônes ou des bâtonnets, les disques se forment dans la région proximale du segment externe à partir d'une invagination de la membrane plasmique, située du côté opposé à la structure ciliaire. L'invagination, grossièrement tubuleuse au début, va se propager perpendiculairement à la structure ciliaire, tout en s'étendant en largeur et en profondeur afin de réaliser un saccule aplati ou disque. L'orifice de l'invagination s'élargit également dans le plan perpendiculaire au "cil" et du côté opposé à celui-ci. Cet orifice subit, de même que le disque, une ascension de la région proximale vers la région distale du segment externe, au fur et à mesure que sont formés de nouveaux disques. L'orifice de l'invagination occupe de la moitié aux deux tiers de la circonférence du segment externe. Ce qui différencie essentiellement les segments externes des cônes et ceux des bâtonnets, tient aux relations existant entre leurs disques et la membrane plasmique. Pour les cônes, l'ouverture, correspondant à l'invagination de la membrane plasmique, reste largement marquée, même chez l'adulte. Au contraire, pour les bâtonnets, au fur et à mesure de leur ascension vers la région distale du segment externe, l'ouverture devient progressivement étroite, au point même que le disque s'isole par étranglement, à proximité de la membrane plasmique.

Ces faits ont pour conséquence que, sur les coupes ultrafines perpendiculaires aux disques, on a peu de chances de rencontrer des rapports de continuité entre les disques et la membrane plasmique dans le cas des bâtonnets. Au contraire, chez les cônes, il existe de

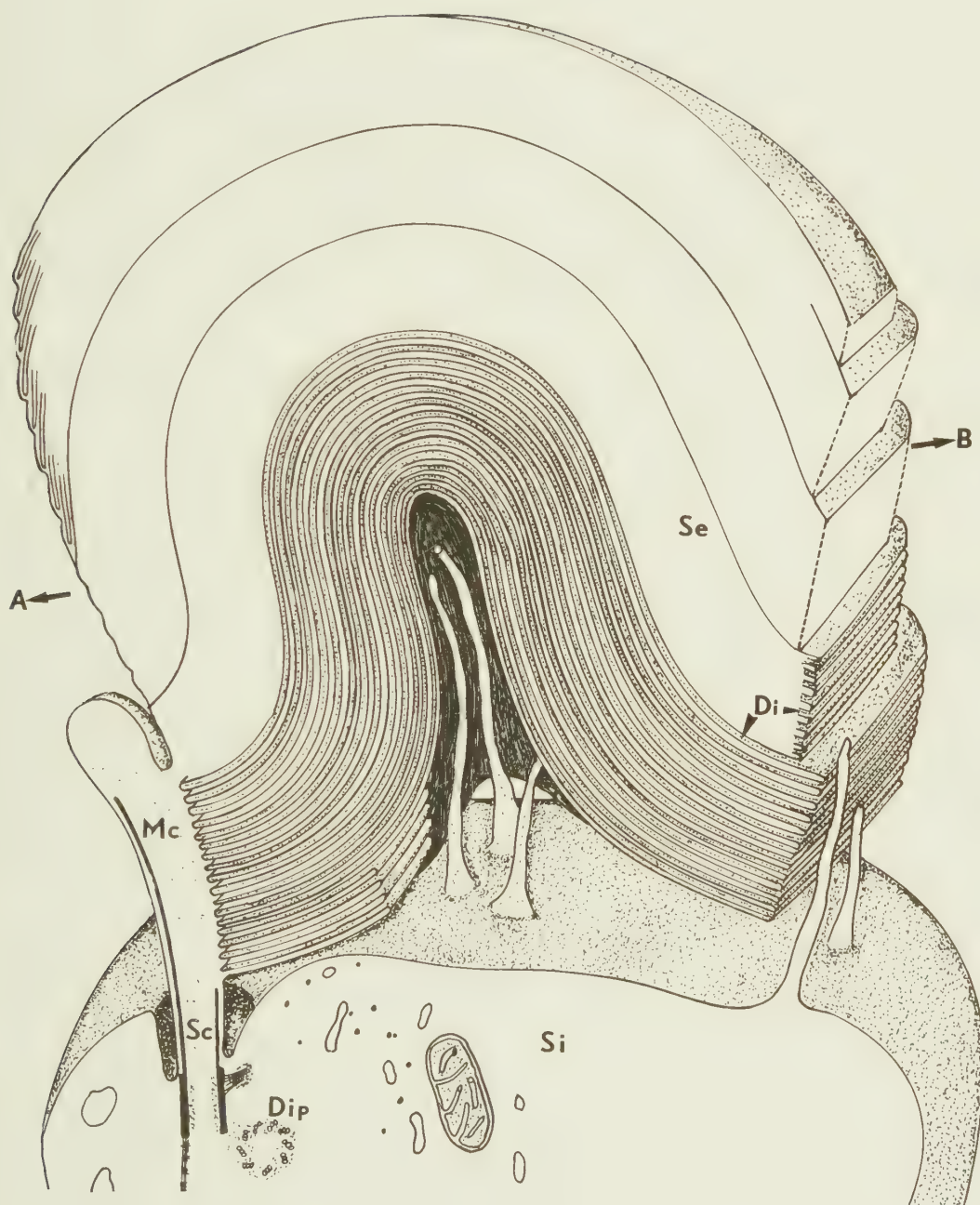
FIGURE 3.

ORGANE PINEAL DE LAMPETRA PLANERI.  
RECONSTITUTION DANS L'ESPACE, D'APRES DES COUPES ULTRAFINES, DU SEGMENT  
EXTERNE D'UN PHOTORECEPTEUR (Collin, 1969 a).

(Di : disques; Dip : diplosome; Mc : massue ciliaire; Sc : segment connectif; Se : segment externe; Si : segment interne).

A  $\longleftrightarrow$  B : représente le niveau de coupe présumé de la Pl. VIII, 1.





nombreuses probabilités de trouver des rapports de continuité entre la membrane plasmique et les disques. Dans le cas précis de Lampetra, les disques du segment externe ont presque toujours des rapports de continuité avec la membrane plasmique. Ce fait permet donc d'y trouver une similitude avec les cônes des yeux pairs.

- Disques largement ouverts.

L'examen de nombreux clichés montre que les disques sont toujours en rapport avec la membrane plasmique (Pl. VI, 2; Pl. VII, 2; Pl. VIII, 2) sauf du côté de la structure ciliaire (Pl. VI, 2; Pl. VII, 1). En effet, cette discontinuité qui apparaît en face des doublets de tubules (ce qui correspond au côté fermé des disques) existe encore sur une bande étroite qui se situe dans le prolongement du segment connectif, au-delà de la massue ciliaire (Fig. 3; Pl. VII, 1).

Ainsi, les disques apparaissent largement ouverts puisqu'ils sont connectés avec la membrane plasmique uniquement sur une bande étroite, située du côté "ciliaire". Ce fait constitue une première originalité des saccules aplatis.

- Nombre et ultrastructure des disques.

Les segments internes et externes présentent des orientations diverses. Ils ne sont pas encastrés et étroitement orientés dans la "pellucide" de sorte qu'il est délicat, malgré les précautions prises au cours de l'enrobage, de définir leur longueur. Le nombre de disques, enregistré sur la coupe la plus favorable, s'élevait à 130. Le minimum a été de 30. Il n'est pas rare de trouver de 70 à 80 disques.

A de forts grossissements, l'épaisseur des disques s'étale de 180 à 230 Å. Les saccules, aussi bien en fixation simple que double, apparaissent constitués de 7 couches (Pl. VI, 3) : elles correspondent à l'ultrastructure de la membrane plasmique repliée sur elle-même ou 6 couches = 2 x 3 (2 zones denses + 1 zone claire). La 7ème couche correspond à l'espace clair de 50 à 90 Å situé dans le repli de la membrane plasmique. Cette membrane a une épaisseur de 65 à 70 Å. L'espace clair hyaloplasmique entre deux disques contigus est toujours plus élevé que celui situé entre les deux feuillets membranaires des disques. Bien que l'espace entre les deux feuillets de membrane soit plus dense que l'espace hyaloplasmique, des structures particulières qui pourraient être en rapport avec la présence d'un photopigment sont difficiles à saisir. Faisons remarquer, cependant, l'existence de nombreux ponts transverses, denses aux électrons, situés entre les 2 zones denses de la membrane des disques (Pl. VI, 3). Ces observations qui ne seront pas davantage détaillées actuellement, en raison des grossissements directs relativement insuffisants (43 000 direct, au maximum), rappellent tout à fait celles de Nilsson (1965) à propos des yeux latéraux de Grenouille.

- Longueur des disques.

Si la forme grossièrement circulaire des disques n'est pas improbable, elle ne peut être démontrée avec certitude, à cause des phénomènes de flexion (voir la suite). Ainsi, le critère diamètre ne peut être introduit. Aussi la notion de longueur pour les saccules est préférable. Par longueur, il faut entendre la distance séparant l'extrémité fermée d'un disque (située du côté de la structure ciliaire) au bord latéral et opposé qui se présente en relation ouverte avec la membrane plasmique (Fig. 3; Pl. VI, 2). Les disques les plus longs atteignent ici 26 µ. Il s'agit de cas - peut-être (?) - exceptionnels. Pour ces mêmes disques, huit flexions donnant un aspect onduleux mais néanmoins régulier, ont été enregistrées. Une courbure, opposée à la région ciliaire, ramène le paquet de disques, bien stratifiés, en direction du "cil", jusqu'à ce qu'il bute contre des paquets de disques longs mais, cependant, plus courts que ceux qui viennent d'être définis. On doit alors considérer que ces disques ont une longueur 6 à 8 fois plus élevée que le diamètre des cônes (région proximale du segment externe) de Grenouille (Nilsson, 1965). Mais, pour les disques des segments externes de l'organe pinéal de Lampetra, une longueur moyenne de 10 à 15 µ est très courante. Le critère

longueur est donc primordial dans l'épiphyse de Lampetra et ceci constitue une autre particularité des segments externes. Il est important à considérer lorsqu'on envisage la surface des membranes.

Dans un certain nombre de segments externes, les disques de la région proximale (Pl. VI, 2; Pl. VII, 1) sont courts : il s'agit de 3 à 15 disques. On pourrait alors penser qu'il existe, à cet endroit, un centre de genèse permanent de disques, en vue de leur renouvellement. Si les travaux de Young (1967, 1968), Young et Droz (1968) semblent montrer un tel processus de renouvellement pour les bâtonnets, il subsiste que l'autoradiographie n'apporte pas d'arguments en faveur d'un tel remplacement chez les cônes. D'autre part, chez Lampetra, un certain nombre de clichés montre que c'est dans la région proximale du segment externe que sont situés les disques les plus longs. Ainsi, les critères d'un éventuel renouvellement des disques ne sont pas évidents sur notre matériel. De plus, des figures de dégénérescence au niveau de disques localisés dans la zone distale du segment externe (comme Petit 1968, pour l'oeil pariétal d'Anguis) ne peuvent être garanties.

Remarquons encore que les disques, bien que réguliers, ont des longueurs variables d'un segment externe à l'autre, mais aussi au niveau d'un même segment externe. Pour une longueur identique, ils sont généralement groupés en paquets.

#### - Flexion des disques et sa conséquence : le polymorphisme des segments externes

Les disques sont soumis à des flexions plus ou moins nombreuses et plus ou moins marquées (Fig. 3; Pl. VI, 2; Pl. VII, 2; Pl. VIII, 2). C'est la raison pour laquelle il est délicat d'avoir une idée précise de leurs contours : il faudrait pouvoir ramener chaque disque à une surface plane. Lorsque les flexions sont peu marquées, cela donne des images comme celles qui sont présentées à la Pl. VI, 1 ou Pl. VII, 1 ou à la Fig. 4. Pour les segments externes, richement nantis en saccules longs, les flexions sont souples, régulières, plus ou moins convexes ou concaves (Pl. VIII, 2). Une telle propriété ne paraît pas suivre de règles précises. Apparemment, elle complique la représentation en trois dimensions du segment externe, mais il est cependant possible d'intégrer, dans la plupart des cas, les sections peu singulières dans un ensemble à trois dimensions. Nous avons tenté, à la Figure 3, une reconstitution simplifiée du segment externe. Parmi les plus typiques, les aspects en cloche (Fig. 3; Pl. VII, 2) ou en "chapeau de gendarme" méritent d'être signalés. Ce chapeau est plus ou moins régulier et plus ou moins haut. Sa hauteur dépend du nombre de saccules. Les disques qui peuvent être groupés en paquets, constituent, probablement à cause des replis, des gradins plus ou moins marqués (Pl. VII, 2; Pl. VIII, 2), situés du côté opposé à l'appareil ciliaire. Certains segments externes forment une calotte qui peut envelopper l'apex du segment interne (Pl. VI, 2; Pl. VII, 2). Les phénomènes de flexion engendrent donc un polymorphisme des segments externes.

Au niveau des courbures des saccules, aucune anomalie n'est constatée comme, par exemple, des variations de l'espace clair des disques. Par contre, l'espace hyaloplasmique entre deux disques peut subir des élargissements (Pl. VI, 2; Pl. VII, 1, 2; Pl. VIII, 1, 2) qui ne sont pas obligatoirement en relation avec les phénomènes de flexion. Enfin, cette propriété de ploiement des disques pourrait être en rapport avec leur longueur peu ordinaire.

#### - Surface des disques.

Contrairement à la rétine des yeux pairs, - où une orientation favorable permet d'apprécier la longueur et le diamètre des segments externes, le nombre de disques et en conséquence la superficie des membranes - le problème des surfaces reste ici difficile à résoudre, à cause des variations de longueur des disques pour un même segment externe, et des phénomènes de flexion. En nous livrant aux premiers calculs approximatifs de surface (en  $\mu^2$ ) et en supposant que les disques aplatis sont circulaires, nous trouvons que le développement des membranes de certains segments externes est au moins aussi élevé que celui des cônes de Grenouille (Nilsson, 1965).

D'une façon générale, pour les photorécepteurs des yeux latéraux, la surface est



PLANCHE VIII.

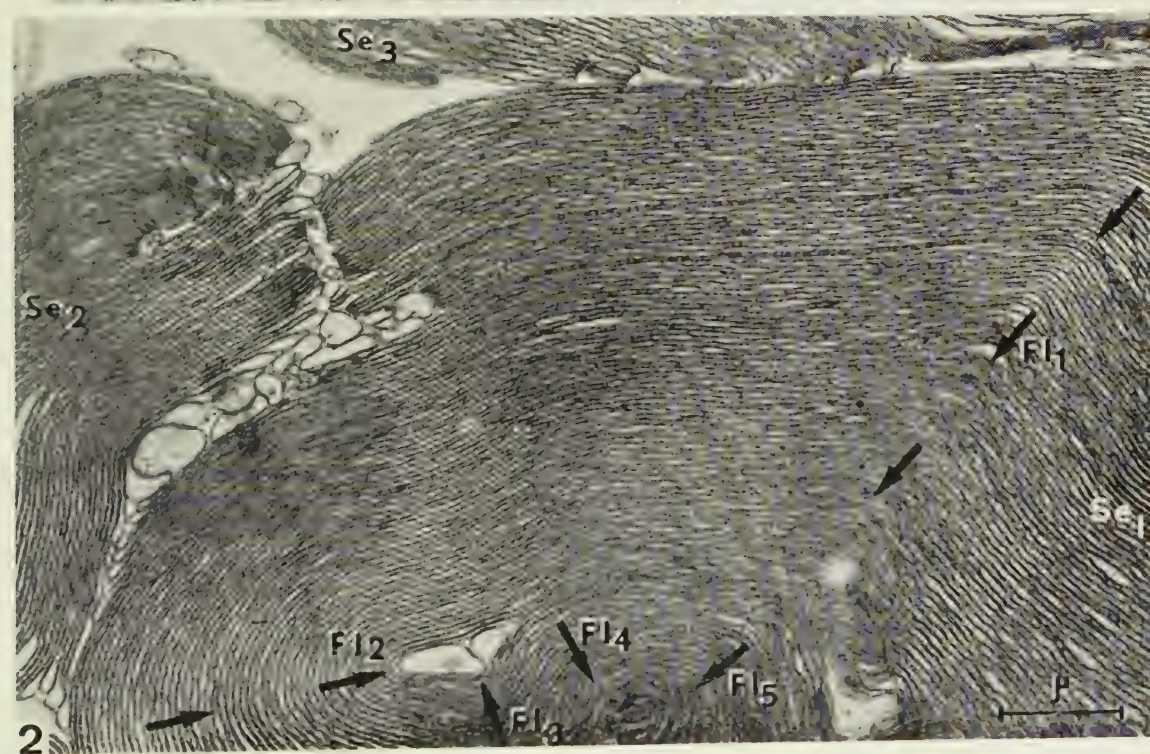
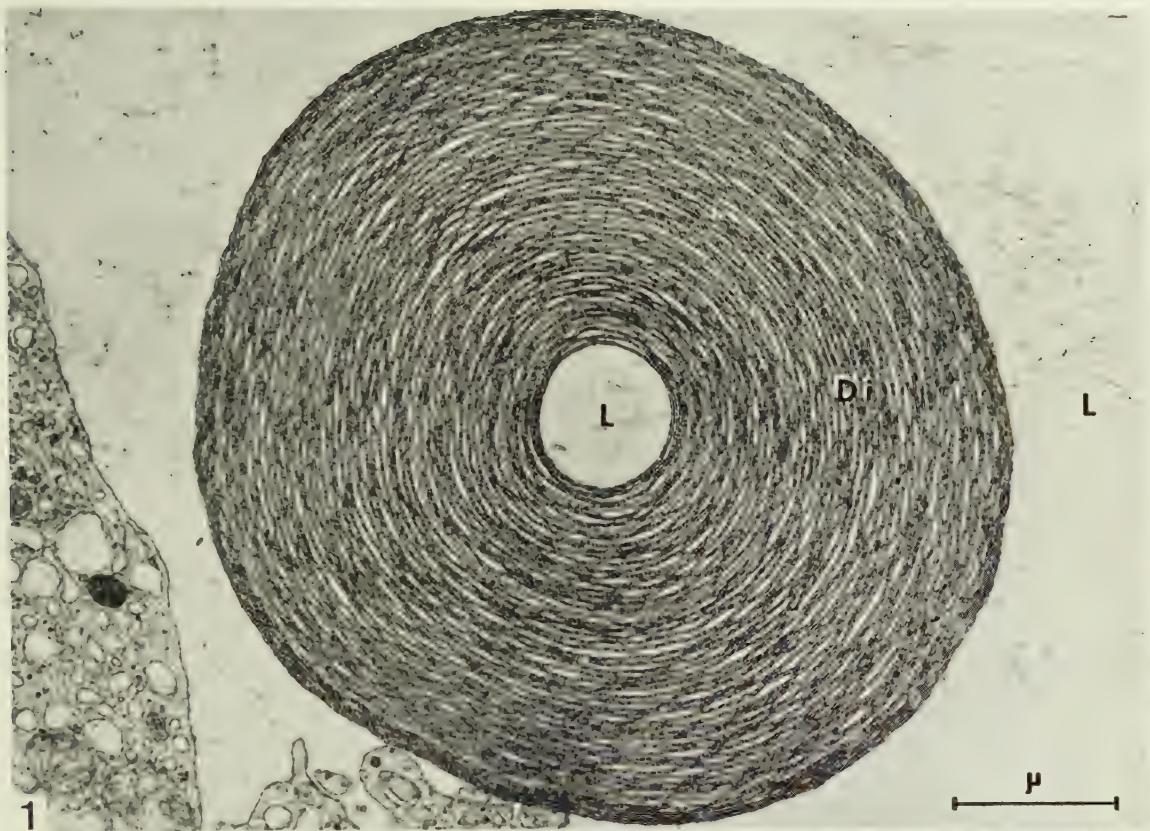
SEGMENTS EXTERNES (TYPE REGULIER) DES PHOTORECEPTEURS DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète (L = 13 cm); 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 22 000).

Il est fréquent de rencontrer, dans la lumière, des structures concentriques et régulières de disques (Di). Ici, cet assemblage correspond de toute vraisemblance à un plan qui passerait par A-B (Fig. 3, dans le texte) et selon un plan perpendiculaire à cette même figure. Au centre de la structure concentrique : la lumière épiphysaire (L).

Fig. 2 - Ammocète (L = 10 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 16 500).

Dans la lumière, trois segments externes sont contigus (Se1-3). Le segment externe Se1 montre des disques de longueur variable. Cinq flexions (Fl<sub>1</sub>, Fl<sub>2</sub>, Fl<sub>3</sub>, Fl<sub>4</sub>, Fl<sub>5</sub>) sont ici mises en évidence. Remarquer la régularité des disques et l'absence d'anomalies, aux endroits où s'infléchissent les disques.







essentiellement réalisée par le nombre conséquent de disques. Ici, au nombre moyennement élevé des disques, s'ajoute leur longueur, deux critères qui laissent penser à des conditions relativement favorables pour le support de photopigment, nécessaire à l'étape photochimique (voir discussion).

- Les vésicules.

Nous avons observé, dans certains cas, quelques vésicules du côté de la région ciliaire. De tels faits ont été aussi constatés dans les yeux latéraux. Comme les disques présentent un matériel très sensible aux fixateurs, ces vésicules pourraient constituer un artefact. Des recherches expérimentales devraient éclaircir ce point.

- Conclusion.

L'étude de ce type de segment externe montre donc un plan général d'organisation commun à certains photorécepteurs des yeux latéraux des Vertébrés. Les disques sont très comparables à ceux des cônes. Largement ouverts et longs, ils sont régulièrement infléchis, propriété peut-être en rapport avec leur longueur.

Ces observations permettent de considérer qu'il s'agit de segments externes réguliers mais polymorphes. Elles s'opposent à celles d'Eakin (1963), relatant la présence de segments externes irréguliers chez Petromyzon marinus. Le problème se pose de savoir si des artefacts représentent la cause de l'état irrégulier, ou encore s'il s'agit d'un état de régression des segments externes. De toute façon, les faits introduits par Bertolini et Mangia (1966) et par Eakin (1963) ne sont pas suffisants, sur le plan morphologique, pour conclure à une différenciation sensorielle des segments externes.

Pour ces mêmes segments externes, un certain nombre d'auteurs ont publié des clichés montrant des disques plus ou moins longs mais ayant, sans aucun doute, subi des flexions. De telles électronographies se rapportent à certains Poissons (Rüdeberg, 1966, 1968 a; Oksche et Kirschstein, 1967) et à des Batraciens (surtout chez Eakin et Westfall, 1961; Eakin, Quay et Westfall, 1963; Kelly, 1965). Un tel fait ne paraît pas se retrouver dans l'organe pariétal (Eakin et Westfall, 1960; Oksche et Kirschstein, 1968; Petit, 1968; Collin chez Lacerta muralis). Il en est de même pour les saccules de l'épiphyse de Lacerta dont les rares segments externes à disques sont plus ou moins réguliers (Oksche et Kirschstein, 1968; Petit, 1969) ou réguliers (Collin, 1968 b). Ces remarques qui portent sur un nombre restreint d'espèces, laissent cependant supposer que le disque long serait assez commun aux Anamniotes. Au contraire, les flexions des disques chez les Reptiles seraient peu marquées et les saccules relativement plus courts. Si le nombre maximum de disques semble être représenté dans l'oeil pariétal de Reptile (435 selon Petit, 1968) il n'en demeure pas moins vrai que les Anamniotes réalisent avec un nombre apparemment plus restreint de saccules, des surfaces très certainement aussi importantes. A cause des membranes des saccules qui représentent vraisemblablement le support des photopigments, la surface totale des disques paraît primordiale, plus que le nombre de disques, pour définir une bonne photosensibilité. Mais, dans la pratique, une telle surface est très difficile à apprécier chez Lampetra à cause des phénomènes de flexion.

## C - LE SEGMENT INTERNE.

En forme d'haltère, il est particulièrement grêle dans sa région moyenne et dépasse largement l'apex des cellules "interstitielles" de type épendymaire. Il se renfle en massue dans sa partie apicale (Pl. X, 1) et se dilate, dans la région basale, au contact du corps cellulaire. Cette formation est approximativement orientée selon les rayons de la vésicule pinéale. Une telle répartition est encore valable pour les rares cellules sensorielles de la "pellu-

PLANCHE IX.

SEGMENT INTERNE DE PHOTORECEPTEUR DE LAMPETRA PLANERI.

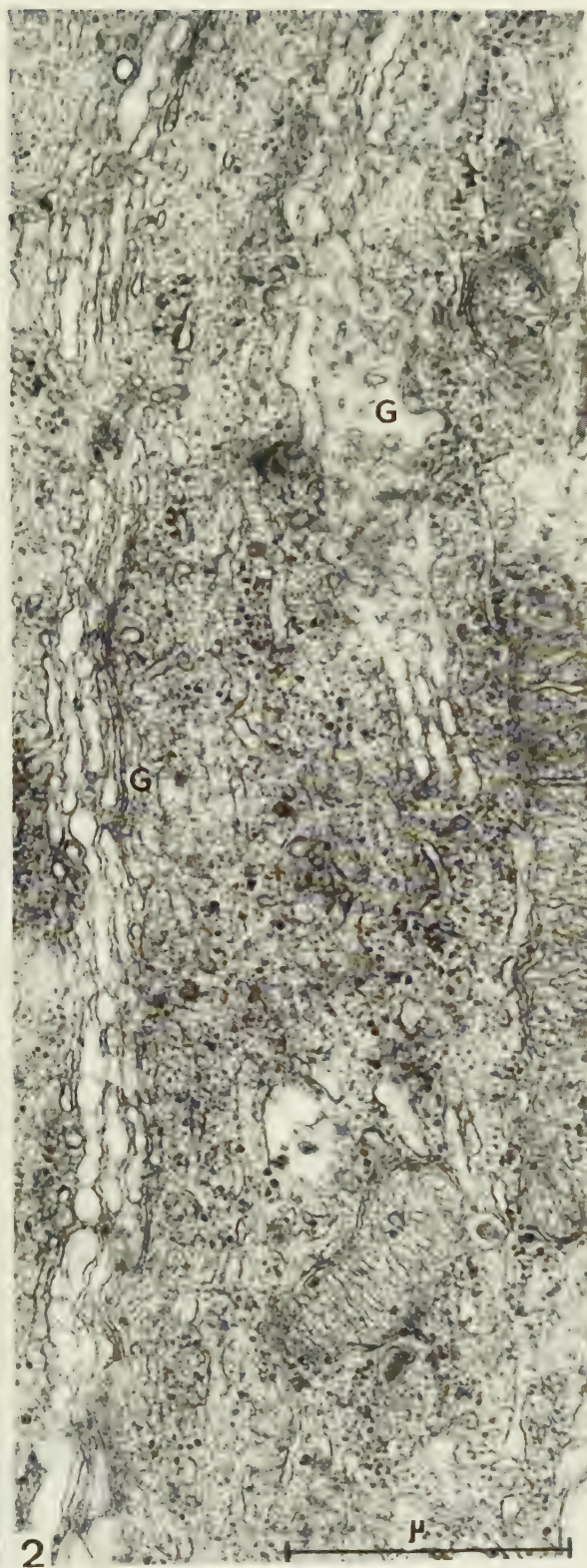
Fig. 1 - Ammocète (L = 14 cm); 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 38 000).

Le photorécepteur, au point d'émergence dans la lumière (L) de l'organe pinéal, se rétrécit et constitue l'isthme (I). A droite et à gauche les zones d'adhésion (De) assurent des contacts avec les cellules "interstitielles" (CI) bordées de microvillosités (Mv). Dans cette région étranglée, quelques mitochondries (M), particules de glycogène et du reticulum lisse sont épars dans l'important faisceau de microtubules (Mt).

Fig. 2 - Ammocète (L = 14 cm); 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 38 000).

Il s'agit du même photorécepteur que celui de la figure précédente. Il a été suivi jusqu'au corps cellulaire (au-dessous du noyau). L'appareil de Golgi (G) est très développé et permet de dénombrer huit dictyosomes répartis en file et sur deux files. Cette chaînette d'organites n'est que partiellement représentée sur ce cliché. En haut de la figure, à droite (en G), apparaît la structure perforée d'un saccule golgien.









cide" qui constituent une rétine inverse, très rudimentaire (quantitativement). La région apicale libre dans la lumière contient, à côté du diplosome, une importante concentration de mitochondries formant l'ellipsoïde. Plus ventralement et au niveau de l'apex, l'isthme entre en contact avec l'apex des cellules "interstitielles" grâce à des zonules d'adhésion.

Des microtubules (diamètre : 250 Å), orientés dans le sens longitudinal, constituent d'importants faisceaux particulièrement bien représentés au niveau de l'isthme (Pl. IX, 1). Plus ventralement, le myoïde renferme l'appareil de Golgi bien développé et les saccules ergastoplasmiques juxta-nucléaires.

### 1 - L'ellipsoïde (Pl. X, 1) et les réserves de glycogène (Pl. VII, 1; Pl. X, 3).

Dans tous les photorécepteurs des organes pariétaux étudiés jusqu'à ce jour, l'ellipsoïde n'a jamais échappé à l'observation des auteurs. Ce complexe n'est pas ici constitué exclusivement de mitochondries mais renferme, dans les interstices laissés par ces organites, de nombreux tubules et vésicules lisses. A l'inverse de la rétine des yeux pairs, l'ellipsoïde ne présente pas un aspect compact dû à une dilatation des mitochondries et à des interstices très réduits. Ces mitochondries, en bâtonnets relativement courts (1  $\mu$  à 3  $\mu$  de longueur), sont orientés préférentiellement dans le sens longitudinal. Le feuillet interne de leur enveloppe s'invagine pour donner des tubules. La matrice apparaît très sombre après une double fixation. L'ultrastructure est assez banale et n'offre pas de critères évidents d'une activité métabolique particulière (voir discussion).

Les réactions, pour la démonstration du glycogène (CHAPITRE I), sont positives pour tous les types cellulaires. La présence de glycogène particulière dans le hyaloplasme, voisinant l'ellipsoïde (Pl. VII, 1; Pl. X, 3), n'est pas sans souligner les réserves d'énergie nécessaires aux cellules sensorielles. Néanmoins, on n'a pas discerné, de façon régulière, de paraboloïde typique comme dans les photorécepteurs des yeux pairs ou encore dans l'oeil pariétal (Eakin, 1964; Petit, 1968). Il sera intéressant de rechercher si, au cours de certaines conditions expérimentales, l'ellipsoïde ne subit pas de variations. Dans les conditions où nous avons travaillé, il ne semble pas que les cellules sensorielles aient été beaucoup stimulées (CHAPITRES I et IV).

### 2 - L'isthme (Pl. IX, 1).

Comme vu, antérieurement, il renferme un important faisceau de microtubules orientés longitudinalement. Néanmoins, dans cette même région, il est fréquent de rencontrer des mitochondries, des vésicules et saccules lisses appartenant au reticulum, des lysosomes et plus rarement des saccules ergastoplasmiques et un dictyosome. Les microtubules peuvent être très longs. Leur rôle éventuel de soutien ou de transit n'est pas résolu.

### 3 - Le myoïde (Pl. IX, 2; Pl. X, 2; Pl. XI, 2).

A côté des mitochondries, des corps multivésiculaires et des lysosomes, cette région renferme plus particulièrement les organites impliqués dans les mécanismes de synthèse et de sécrétion : ribosomes, ergastoplasme et appareil de Golgi. En effet, récemment, Young et Droz (1968) ont pu montrer, pour les cônes et les bâtonnets de Grenouille, la fonction importante de ces organites dans le renouvellement des protéines. L'appareil de Golgi est généralement constitué d'un assez grand nombre de dictyosomes (Pl. IX, 2). Ils sont répartis le plus souvent longitudinalement, les uns au bout des autres (jusqu'à huit). Parfois, il existe deux rangées de dictyosomes, situées côte à côte (Pl. IX, 2). Certaines figures suggèrent même que les dictyosomes pourraient être répartis selon un cylindre. Ils présentent l'ultrastructure habituelle, mais les saccules sont très allongés et se gonflent, à certains niveaux, pour former des citernes. A leur voisinage immédiat, se sont formés des vésicules et parfois des grains denses de 1 000 Å de diamètre moyen (Pl. X, 2) qui émigrent ensuite dans

PLANCHE X.

LAMPETRA PLANERI : SEGMENT INTERNE DE PHOTORECEPTEUR.

Fig. 1 - Adulte; 28 Mars (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 14 000).

Un segment interne montre un ellipsoïde (El) avec une densité assez élevée de mitochondries. Cette section est oblique au photorécepteur, ce qui est justifié par des sections obliques de mitochondries, souvent réparties parallèlement au grand axe cellulaire. Dans les interstices hyaloplasmiques, se trouvent des vésicules lisses. Le glycogène particulier est rare.

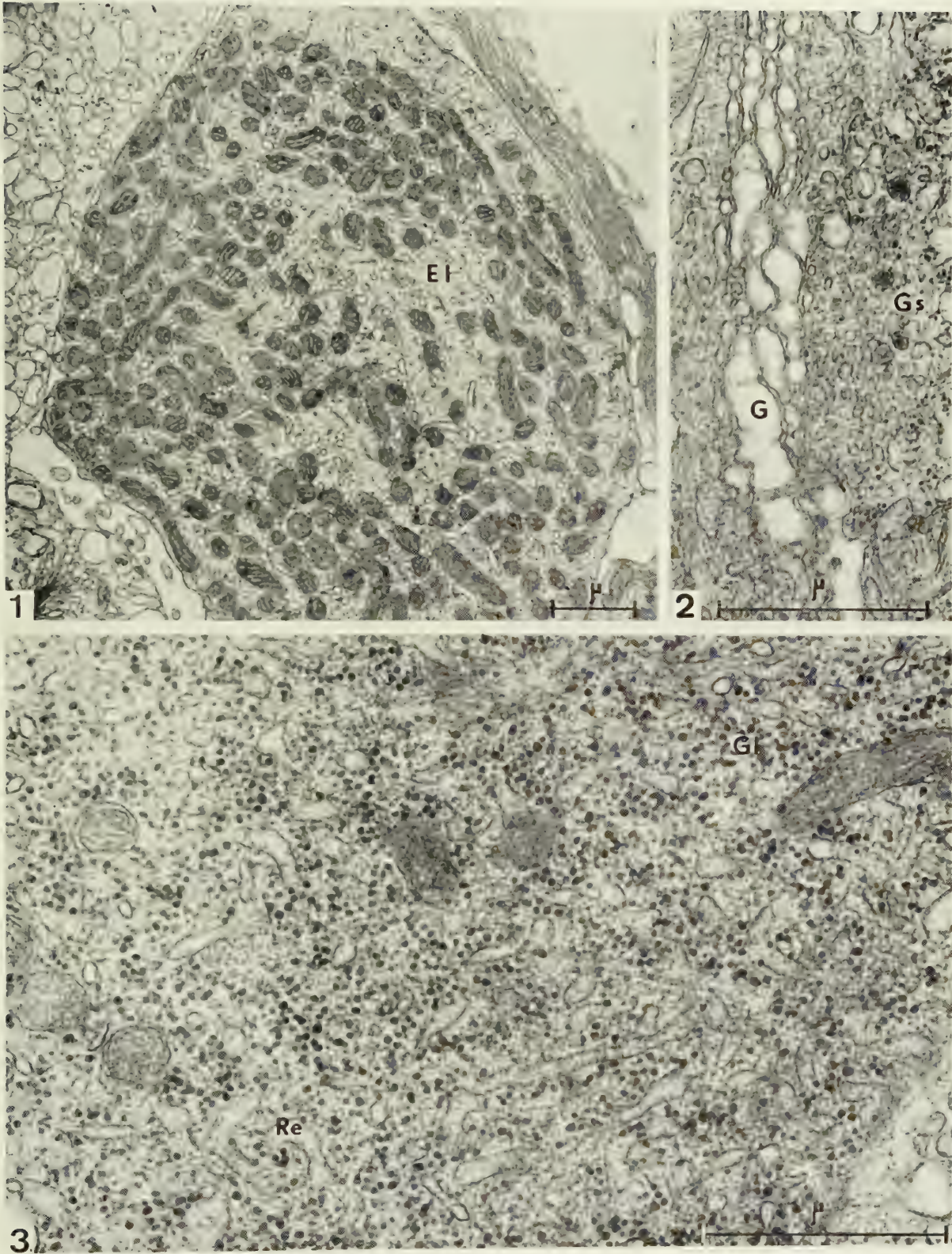
Fig. 2 - Adulte; 28 Mars (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 35 500).

A proximité d'un dictyosome (G) des grains denses (type 1000 Å = Gs) viennent, très vraisemblablement, d'être façonnés dans l'organite golgien.

Fig. 3 - Ammocète; 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 41 000).

Le glycogène (Gl) particulier est abondant et localisé dans les interstices des saccules et vésicules lisses du réticulum (Re). Une telle concentration de glycogène n'est pas régulière. Cependant, cette figure ne constitue pas un paraboloïde aussi typique que dans l'oeil pariétal des Reptiles (Eakin, 1964 a; Petit, 1968).









le pédicule synaptique.

De la même façon que l'appareil de Golgi, l'ergastoplasme est bien développé dans la région supranucléaire (Pl. XI, 2). Il s'agit de saccules allongés, bordés de ribosomes, orientés le plus souvent longitudinalement. Les ribosomes libres, groupés en polysomes, sont également nombreux. Ces faits cytologiques s'accordent tout à fait avec les observations de Young et Droz (1968), à savoir que l'appareil de synthèse serait très actif. Cependant, les produits de synthèse pourraient - dans certaines conditions tout au moins - être différents. Dans la région de l'ergastoplasme, se trouvent, également, des grains denses.

#### D - LE CORPS CELLULAIRE (Pl. XI, 2).

Alors que jusqu'ici, la cellule sensorielle présentait un aspect très grêle, au contact du noyau elle se dilate pour constituer le corps cellulaire. Le noyau est ovoïde et très facile à identifier à cause de son aspect dense. Le nucléole est généralement excentrique. Le nucléoplasme dense laisse voir, ici et là, des plages de chromatine qui sont, assez souvent, appliquées à l'enveloppe nucléaire. Cette enveloppe, avec ses deux feuillets classiques, possède un intervalle d'épaisseur irrégulière et est perforée de nombreux pores diaphragmés.

Le cytoplasme est assez peu développé : il est plus particulièrement fourni en vésicules et saccules plus ou moins riches en ribosomes, en polysomes, en particules de glycogène, en grains denses de 1 000 Å. Il semble représenter une région de synthèse et de transit. Dans la région la plus ventrale, on distingue des vésicules du type synaptique.

#### E - LE PEDICULE SYNAPTIQUE RAMIFIE (OU PROLONGEMENT BASAL) (Pl. XI, 3, 4; Pl. XII, 1 et 2).

La densification hyaloplasmique, obtenue par fixation à la glutardialdéhyde Fluka, permet un marquage très précieux de cette région et sa détermination, sans confusion possible avec d'autres éléments cellulaires. Le pédicule basal, contrairement aux Sauropsidés (Collin, 1967 a, b), n'a jamais pu être observé, appliqué contre la membrane basale (Pl. XII, 2). Cependant, il n'est pas rare qu'il offre des contacts avec les importantes lacunes cellulaires de la base de la rétine ventrale. Il présente plusieurs ramifications.

Le cytoplasme est très riche en organites cellulaires. Nous notons, plus particulièrement, les différenciations typiques des synapses de type ruban, qui font au CHAPITRE IV l'objet d'une étude spéciale. Des faisceaux de filaments sillonnent parfois le prolongement basal, mais cette situation est assez rare. Les mitochondries sont fréquentes dans tous les pédicules basaux, de même que dans les zones terminales. Leur matrice, assez dense, après double fixation, est traversée par des tubules allongés, parfois nombreux et souvent orientés parallèlement. Certaines de ces mitochondries sont considérées comme géantes, à cause d'un fort développement en longueur (Pl. XI, 4) ou en diamètre lorsqu'elles se présentent avec un aspect circulaire (Collin et Meiniel, 1968 b). Le cytoplasme présynaptique est pourvu de particules de glycogène, isolées (du type  $\alpha$ ). A noter aussi la présence de citernes lisses polymorphes, assez fréquemment aplaties, qui appartiennent au reticulum endoplasmique agranulaire et souvent localisées au voisinage des mitochondries. La proximité de ces citernes avec la membrane présynaptique simule parfois une "citerne subsynaptique" (Kelly et Smith, 1964). Néanmoins, elles ne permettent en aucun cas de définir une synapse de type "feed back", par exemple. La zone terminale, limitée par la membrane présynaptique, est essentiellement caractérisée par la présence de vésicules synaptiques (500 Å) dont certaines sont associées aux



PLANCHE XI.

CELLULE GANGLIONNAIRE; CORPS CELLULAIRE ET PEDICULE SYNAPTIQUE  
DE PHOTORECEPTEUR DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Adulte; 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.

(X 24 500).

Une section transversale d'axone de cellule ganglionnaire (Axn) montre de nombreux micro-tubules. A côté de matériel vésiculaire et d'une mitochondrie, noter la présence d'une "subsurface cistern" (Ssc), typique des éléments ganglionnaires.

(CI : cellule "interstitielle").

Fig. 2 - Adulte; 28 Mars (soir); Gl-Os-Ph.

(X 13 000).

Dans le corps cellulaire d'un photorécepteur le noyau (N), à nucléoplasme légèrement plus dense que le cytoplasme, est limité par son enveloppe (Mn) à double paroi, perforée de pores (Pn) diaphragmés. Dans le myoïde (My), de nombreux petits saccules, ici plus ou moins bordés de ribosomes, correspondent à la région ergastoplasmique supranucléaire. Une cellule "interstitielle" à corps myéloïde (Cm) contraste par son aspect clair.

(Pé : pédicule synaptique).

Fig. 3 - Ammocète; 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.

(X 33 000).

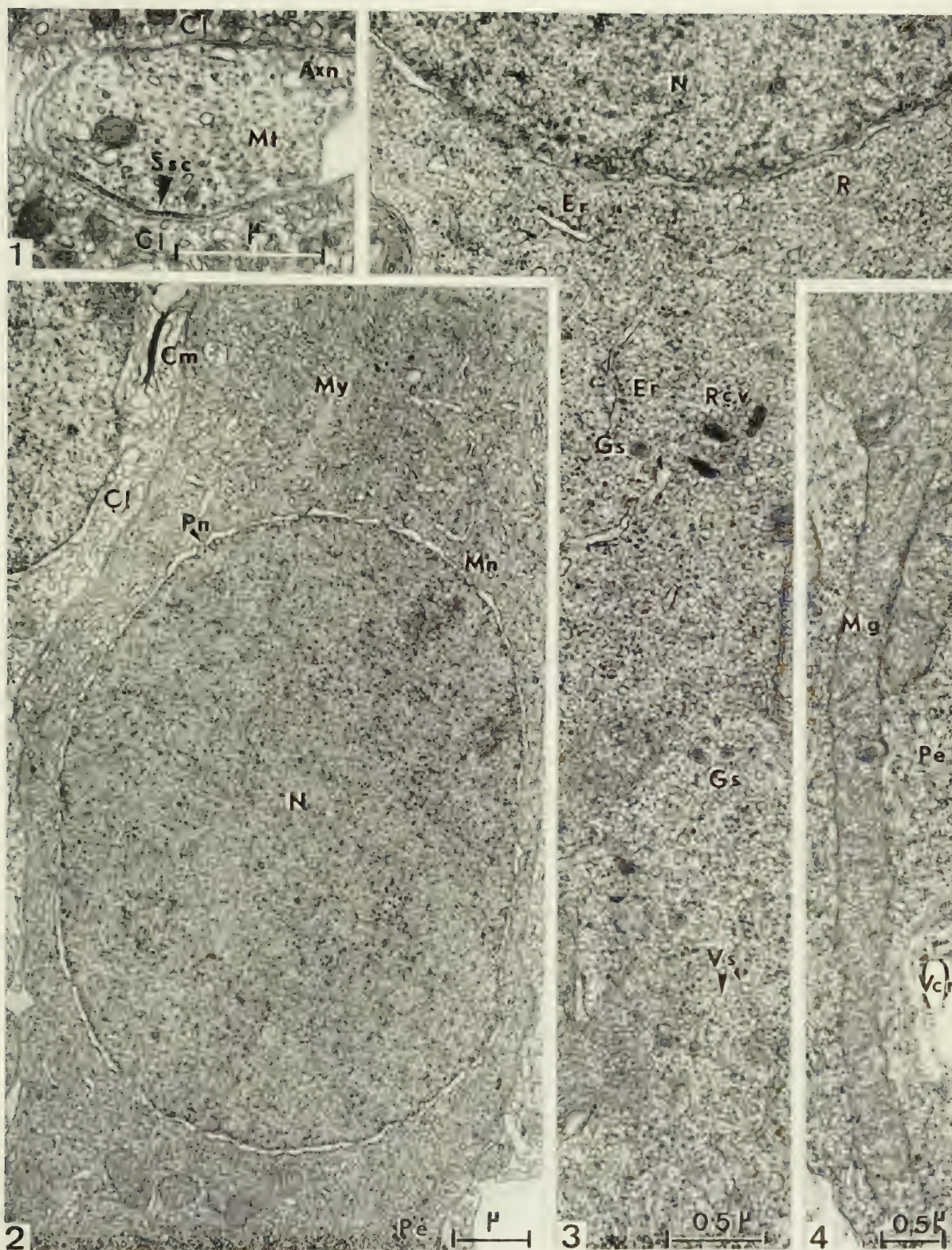
Le pédicule synaptique, sous le noyau (N), montre encore des éléments du reticulum lisse ou rugueux (Er) et des polysomes (P). Des grains denses (Gs) émigrent en direction basale. A côté de vésicules synaptiques (Vs), trois rubans (Rcv), circonscrits par des vésicules, n'entrent pas, apparemment, en contact synaptique avec les dendrites de cellules ganglionnaires.

Fig. 4 - Ammocète (L = 13 cm); 2 Février; Gl-Os-Ph.

(X 21 000).

Portion d'une mitochondrie géante (Mg), riche en structures tubuleuses transversales, et pourvue de deux systèmes concentriques de membranes. Cet organite, ici bien développé en longueur, est fréquent dans le pédicule synaptique (Pé) des photorécepteurs.

(Vcr : vacuole cristalline dans une cellule "interstitielle").







rubans synaptiques et aux grains denses (1 000 Å de diamètre moyen) (Pl. XII, 1 et 2). Il s'agit des mêmes grains denses qui ont pu être observés dans le segment interne (Pl. X, 2) et le corps cellulaire. Limités par une membrane unitaire, ils contiennent un noyau dense avec un halo clair périphérique (Pl. XII, 1). De forme sphérique ou ovalaire, ils ne sont pas sans rappeler morphologiquement les grains de sécrétion des photorécepteurs rudimentaires de certains Sauropsidés (CHAPITRES III et V). Ils se trouvent parfois à proximité des rubans synaptiques ou encore de la membrane présynaptique (Pl. XII, 1). Par leur nombre relativement réduit, leur origine et par leur taille supérieure aux vésicules synaptiques, ils n'ont aucun rapport de filiation avec les vésicules.

Les grains denses forment parfois dans les prolongements de petites concentrations (Pl. XII, 1). D'autre part, des différences de densité et de taille du coeur central (Pl. XII, 2; CHAPITRE V) sont enregistrées. Enfin, signalements des renforcements de membrane qui sont fréquents au niveau des pédicules de photorécepteurs contigus.

Les pieds des photorécepteurs montrent des connexions synaptiques typiques avec les prolongements dendritiques des cellules ganglionnaires (CHAPITRE IV).

## F - DISCUSSION.

Une cellule sensorielle, d'une façon générale, transforme des données externes en une forme qui peut être transmise au système nerveux. Dans le cas des cellules photosensorielles des yeux latéraux, apparaît une haute spécialisation pour la réception sélective de l'énergie rayonnante et pour la transmission de l'excitation. Ainsi, le photorécepteur constitue le type cellulaire le plus différencié d'une rétine. L'interaction entre la lumière et le récepteur ne s'effectue que si ce dernier absorbe la lumière. L'absorption se fait grâce à la présence d'un pigment photolabile. On pense que l'énergie des photons incidents sert à libérer une énergie emmagasinée sur place. Actuellement, il est généralement reconnu que la région photoréceptrice d'une cellule visuelle est localisée dans le segment externe. Les couches protéiques des disques contiennent très probablement les molécules de pigment visuel. Les surfaces réceptrices sont d'autant plus importantes que les disques sont plus nombreux, ce qui suggère une plus grande sensibilité aux photons. Il a été évoqué que les photons absorbés produisent une décomposition de substances chimiques supportées par les segments externes des cellules photosensibles et que les réactions donnent lieu à des trains d'influx nerveux. Les processus primaires d'excitation (Sjöstrand, 1961), partant d'un ou plusieurs disques actifs, se propagent dans la cellule sensorielle, mais les modalités de détail restent à élucider.

Dans le cas particulier des photorécepteurs des dérivés pariétaux, il n'existe encore aucune preuve d'un photopigment : en somme on ignore tout de l'étape photochimique qui est fondamentale. A propos de ce photopigment, les recherches appliquées à l'oeil pariétal d'un Reptile (Sceloporus occidentalis) par Eakin et Crescitelli et non publiées (citées par Eakin et Westfall, 1960) ont été sans succès. Ces auteurs pensent que le solvant utilisé (digitonine) est peut-être inefficace pour le pigment, présumé particulier. De plus, l'ultrastructure des segments externes, voisine de celle des cônes (comme c'est le cas de Lampetra), laisserait supposer, en fonction des données sur les yeux pairs, que la concentration de photopigment y est réduite. Cependant, l'activité photoréceptrice des organes pariétaux existe chez les Anamniotes et les preuves électrophysiologiques (CHAPITRE IV) sont maintenant nombreuses. L'étude du segment externe de Lampetra (3° type) a montré une bonne différenciation, tant en ce qui concerne le nombre de disques que les surfaces réalisées grâce au type "long". Un facteur encore important réside dans les voies de neurotransmission des photorécepteurs. La réception des stimulus dans les centres nerveux dépend des relations entre cellules sensorielles et éléments ganglionnaires. La transmission du signal aux cellules ganglionnaires s'opère grâce à des différenciations synaptiques, localisées dans le pôle neurotransmetteur

PLANCHE XII.

PEDICULES SYNAPTiques ET ACTIVITE SECRETOIRE DES PHOTORECEPTEURS DE LAMPETRA  
PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète; 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 43 000).

Le pédicule (Pé) d'un photorécepteur entre en connexion synaptique avec un prolongement dendritique (D). Six rubans synaptiques (Rs) sont adjacents aux membranes synaptiques. Certains d'entre eux présentent des zones de densification pré- et post-synaptiques. Mais dans la région présynaptique, remarquer essentiellement les grains denses (Gd-type 1000 Å) assez nombreux; limités par une membrane unitaire, le centre est occupé par un coeur dense respectant un halo clair périphérique. En outre, les vésicules synaptiques (Vs) sont nombreuses. La flèche indique une vacuole intramitochondriale.

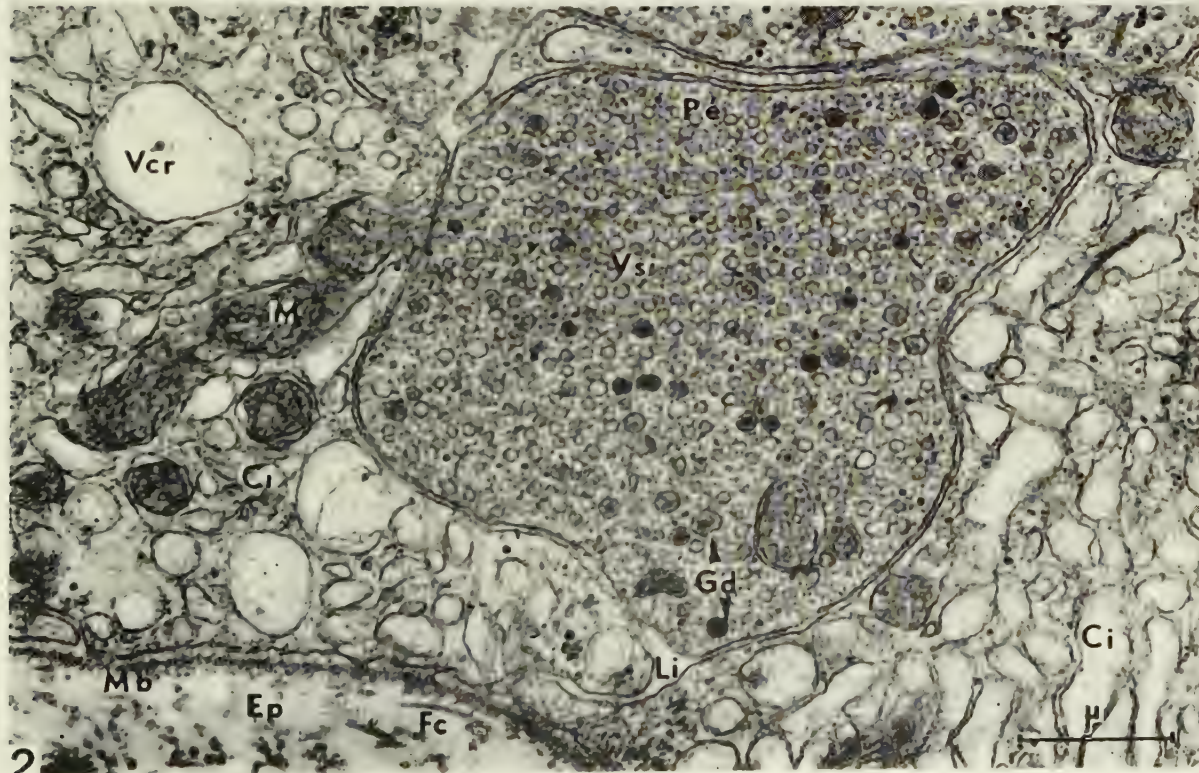
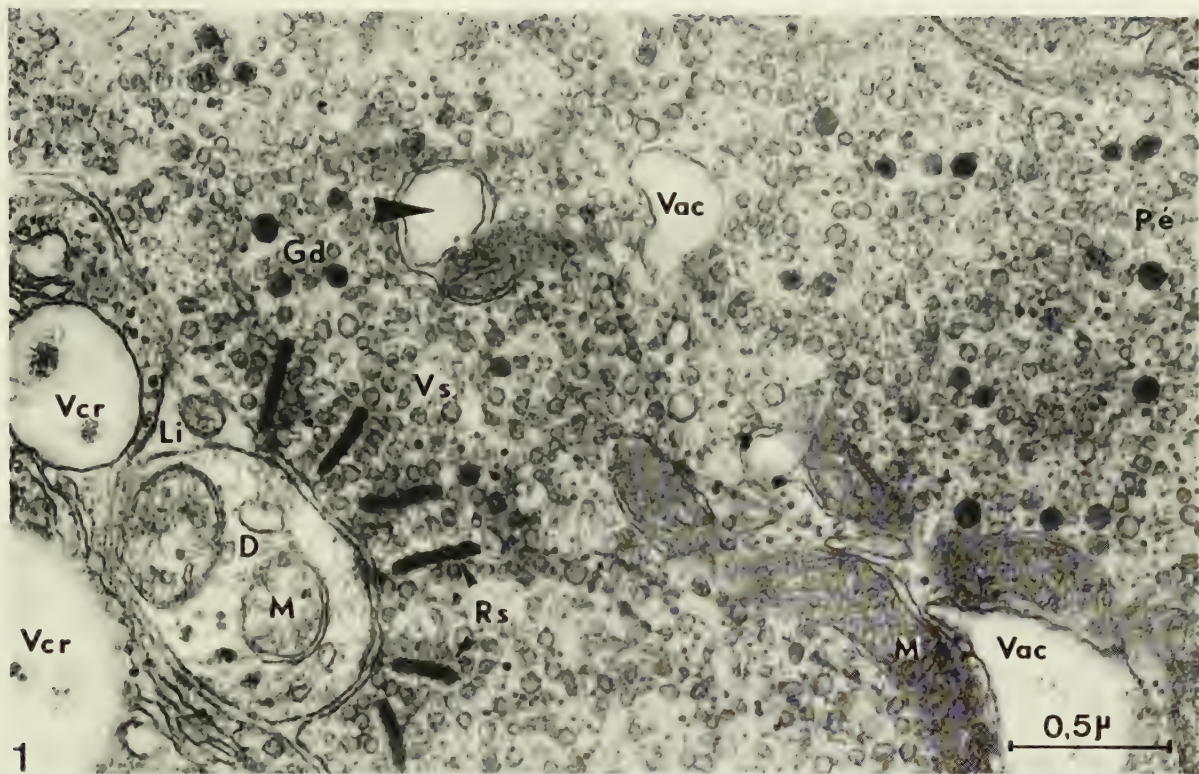
(Li : lacune intercellulaire; M : mitochondrie; Vac : vacuole; Vcr : vacuole cristalline de cellule "interstitielle").

Fig. 2 - Adulte; 28 Mars (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 21 000).

Un pédicule basal de photorécepteur (Pé) est situé tout à fait à proximité de la limitante basale (Mb). Au cours de nos observations, ce fait apparaît exceptionnellement. Une lacune intercellulaire (Li) réduite est en relation avec la limitante basale (Mb). Le prolongement est bordé de cellules "interstitielles" (Ci). Dans le cytoplasme du prolongement foisonnent des vésicules du type synaptique (Vs). Les grains denses (du type 1000 Å - Gd) sont assez abondants. Dans certains cas, le coeur est plus ou moins dense : il est vraisemblable que cette vidange est en rapport avec des phénomènes d'excrétion.

(Ep : espace péricapillaire; Fc : fibres collagènes; M : mitochondrie; Vcr : vacuole cristalline de cellule "interstitielle").









(sphérule, pied ou prolongement basal) des cellules sensorielles qui s'articule avec les dendrites. Les recherches, effectuées chez Lampetra (CHAPITRE IV), indiquent l'existence de synapses de type ruban, présentant des caractères voisins de ceux des photorécepteurs rétiens.

A côté de différenciations bien marquées au niveau des pôles récepteur et neurotransmetteur (CHAPITRE IV), la cellule sensorielle de l'organe pinéal de Lampetra a montré, au niveau du segment interne, les mêmes constituants que ceux des cônes et des bâtonnets. En effet, à l'apex du segment interne, une concentration relativement importante de mitochondries forme l'ellipsoïde. En ce qui concerne les yeux pairs, Sjöstrand (1961) proposait : "The energy for the activity of the receptor cells might be delivered by the inner segment, by the mitochondria located here ....". Bien que, dans le cas particulier de Lampetra, les mitochondries n'aient pas montré de différenciations très particulières, rien cependant ne s'oppose à penser qu'elles soient responsables d'un métabolisme d'oxydation, peut-être moins intense qu'au niveau des yeux pairs mais néanmoins associé à la photoréception et à la transmission de l'excitation.

Des réserves d'énergie, comme on les rencontre dans la rétine de Vertébrés sous forme de paraboloides, existent dans les cellules sensorielles de Lampetra. Ici le glycogène, qui se présente sous la forme particulière, bien que régulièrement non associé à des paraboloides, reste néanmoins bien représenté.

Les récentes recherches de Young et Droz (1968), se rapportant à la rétine de Grenouille, prouvent l'importance qu'il faut attacher au myoïde. Ces auteurs, par la radioautographie, établissent que les synthèses protéiques ont lieu principalement au niveau des ribosomes ergastoplasmiques. Les protéines néoformées émigrent vers l'appareil de Golgi où elles sont stockées, sécrétées et véhiculées dans d'autres régions de la cellule photoréceptrice. Ces organites sont également bien développés dans l'épiphyse de Lampetra et nous sommes enclin à penser qu'ils possèdent une fonction identique à ceux des yeux latéraux. La formation de grains denses, au niveau du complexe golgien, suivie d'une migration dans les pédicules synaptiques, est, pour la première fois, établie dans l'organe pinéal des Anamniotes. Cette observation est quelque peu à mettre en parallèle avec les résultats de Young et Droz (1968), mais il n'est pas évident que les produits de synthèse soient de même nature. Le cytoplasme du corps cellulaire, et celui du pédicule synaptique représentent une zone de transit de substances vraisemblablement protéiques néoformées (CHAPITRE V).

En conclusion, si la morphologie de l'organe pinéal de ce Cyclostome permet de saisir l'existence d'un ensemble d'éléments nécessaires à la fonction sensorielle (CHAPITRE II), l'étude particulière des photorécepteurs, en microscopie électronique, conduit à souligner l'existence de différenciations en rapport avec la fonction photoréceptrice présumée. Les segments externes (structure ciliaire : 9 + 0) présentent un certain nombre de particularités (disques longs, largement ouverts et infléchis) mais sont à rapprocher des cônes de la rétine des yeux latéraux. Les disques, par la surface importante de leurs membranes, paraissent être bien adaptés à la réception de l'énergie rayonnante. Le prolongement basal des photorécepteurs (CHAPITRE IV) est en connexion synaptique avec les dendrites des cellules ganglionnaires. Les synapses du type ruban présentent les différenciations des jonctions des cellules sensorielles et de celles du type chimique (Collin, 1969 b). De plus, ont pu être mis en évidence, dans le segment interne des photorécepteurs, tous les organites rencontrés au niveau des cellules sensorielles rétiennes. La genèse de grains denses à partir de l'appareil de Golgi, constitue pour les cellules sensorielles l'élément le plus original.

L'ensemble de ces données permet donc d'apporter des arguments en faveur de l'activité sensorielle de l'organe pinéal de Lampetra planeri. Quant à l'organe parapinéal, une régression sensorielle est à prendre en considération (Meiniel, 1969 a et b et en préparation). Il faudra encore compléter de telles recherches par la démonstration d'un photopigment et préciser la nature du neurotransmetteur. Il est envisageable d'obtenir des résultats électrophysiologiques positifs.

FIGURE 4.

TYPES CELLULAIRES DE LA CUPULE SENSORIELLE DE L'ORGANE PINEAL DE LAMPETRA

PLANERI.

(d'après Collin, 1968 d).

1/ Photorécepteur. 2/ Cellule "interstitielle" de type épendymaire. 3/ Cellule ganglionnaire. 4/ Cellule à corps résiduels. ( Les cellules satellites ne sont pas représentées ).

Ax : axone de cellule ganglionnaire; C<sub>1</sub> : centriole axial; C<sub>2</sub> : centriole oblique; Ca : capillaire; Cep : corps cellulaire; Ci : cil; Cm<sub>y</sub> : corps myéloïde; Cr : corps résiduel; D : dendrite; De : desmosome; Di : disque; El : ellipsoïde; Ep : espace péricapillaire; Er : ergastoplasme; Ery : erythrocyte; Fc : fibres collagènes; G : appareil de Golgi; Gd : grain dense; I : isthme; L : lumière; Li : lacune intercellulaire; Ly : lysosome; Mb : membrane basale; Mc : massue ciliaire; Mg : mitochondrie géante; Mv : microvillosités; My : myoïde; N : noyau; P : péricyte; Pap : prolongement apical; Pe : pédicule synaptique; Rs : ruban synaptique; Sc : segment connectif; Se : segment externe; Si : segment interne; Ver : vacuole cristalline; Vs : vésicules synaptiques.





## II. - PLURALITE DES "PHOTORECEPTEURS".

### REGRESSION DE LA FONCTION SENSORIELLE CHEZ LES REPTILES.

#### A - LA PLURALITE DES "PHOTORECEPTEURS" : DEFINITION.

Comme pour les yeux latéraux, on peut penser que l'épiphyse contient plusieurs types de cellules sensorielles se rapportant aux cônes et aux bâtonnets. Or, sur ce point tous les auteurs (Breucker et Horstmann, 1965; Rüdeberg, 1966, 1968 a, 1969 b; Oksche et Kirschstein, 1967; Eakin et Westfall, 1961; Oksche et von Harnack, 1962, 1963; Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963; Kelly et Smith, 1964) s'accordent pour reconnaître que le segment externe est voisin de celui des cônes dans l'organe pinéal des Poissons et des Batraciens. Il en est de même pour l'organe pariétal des Reptiles (Eakin et Westfall, 1960; Oksche et Kirschstein, 1968; Petit, 1968). A notre connaissance (à part Rüdeberg 1968 b qui revient ultérieurement - 1969 b - sur ses premières interprétations), aucun bâtonnet typique n'est reconnu, mais des caractères mixtes, pour un même segment externe, semblent être mis en évidence par Oksche et Kirschstein (1968).

La pluralité des cellules de type sensoriel de l'épiphyse doit être envisagée autrement. Parallèlement à nos premières recherches en microscopie électronique, Ariëns Kappers (1966) concluait à la suite d'investigations au microscope à lumière, se rapportant à la régression quantitative des cellules ganglionnaires :

"Il est possible que toutes les cellules épithéliales spécifiques de l'épiphyse de Lacerta ne soient pas des cellules neurosensorielles et qu'un certain nombre d'entre elles aient une fonction sécrétoire".

Nos résultats de 1967 justifiaient déjà partiellement cette hypothèse à savoir la présence de photorécepteurs rudimentaires sécrétoires. Cela nous conduisait, d'ailleurs, à attester la remarquable transformation phylogénétique d'un organe sensoriel en organe glandulaire. Cependant il n'était pas possible de conclure à une perte complète de la fonction sensorielle, car on n'était pas encore assuré de la persistance de rares cellules sensorielles.

L'hypothèse d'Ariëns Kappers (1967), conjecturée par les variations ultrastructurales nombreuses du segment externe (Steyn, 1960; Lierse, 1965; Collin, 1967 a, c; 1968 b; Oksche et Kirschstein 1968; Petit, 1969) nous conduit en 1968 à démontrer chez un Vertébré (Lacerta muralis) la diversité des cellules de type sensoriel (Collin, 1968 b).

A côté des photorécepteurs rudimentaires sécrétoires (= PRS; Collin, 1967 a, c), il existe des cellules de type photorécepteur (= "P") dont l'ensemble des caractères se rapporte aux photorécepteurs de l'oeil pariétal. La disproportion numérique qui existe entre les "PRS" et les cellules "P", constitue un argument d'importance en ce qui concerne la transformation progressive de l'organe et plus précisément celle de la fonction sensorielle. De plus, l'épiphyse de Lacerta permet de saisir un autre fait : une activité sécrétoire dans des cellules ayant conservé des caractères sensoriels (PRS).

On étudiera successivement chez Lacerta :

- Les cellules "P" ou photorécepteurs.
- Les photorécepteurs rudimentaires sécrétoires (PR ou PRS).

## B - LES CELLULES "P".

(Fig. 6; Pl. XIII à XV).

Au cours de l'étude de Lampetra, nous avons considéré un certain nombre de critères, nécessaires pour établir les bases ultrastructurales d'une photosensibilité. Nous suivrons ici les mêmes principes, en ayant comme références les photorécepteurs de Lampetra.

### 1 - Le segment externe.

Steyn (1960) avait noté chez Cordylus : "the epiphysial sensory cells contain stacked lamellar elements very similar but not identical in arrangement to those described for the pineal eye sensory cell outer segments". Il faut attendre plusieurs années pour que des images de segments externes, voisines de celles de l'oeil pariétal, soient publiées. Ainsi, les segments externes de Lacerta muralis (Collin, 1968 b) paraissent mieux différenciés que ceux de Lacerta sicula (Oksche et Kirschstein, 1968). Chez ces deux espèces, les auteurs s'accordent pour signaler que de tels segments externes sont beaucoup plus rares que les segments externes rudimentaires. Cependant, Oksche et Kirschstein ne sont pas parvenus à établir les structures ciliaires permettant de relater un type de photorécepteur particulier.

#### a) Type régulier à disques.

Le segment externe de Lacerta muralis, comme chez Lampetra, représente un dérivé centriolaire (Pl. XIII, 1). Les deux centrioles (à 9 triplets) et leurs racines striées périodiquement sont situées dans la région distale du segment interne. Le centriole axial se prolonge dans le segment connectif par neuf doublets de fibres périphériques. Le "cil" modifié des cellules photoréceptrices de formule  $9 + 0$  reste classique. Le segment externe contient des disques nombreux (Pl. XIII), présentant avec la membrane plasmique des rapports typiques de cône : il y a contact direct des disques avec la membrane plasmique, du côté opposé à la structure ciliaire (Pl. XIII, 1, 2). Antérieurement (Collin, 1968 b), avait été envisagée la possibilité de caractères mixtes de cône et de bâtonnet. De nouvelles études, laissent à penser, actuellement, que le prolongement cytoplasmique ou segment connectif sectionné très latéralement (Pl. XIV, 1) peut induire à des erreurs d'interprétation et nous abandonnons actuellement cette conception. La région distale renferme parfois des vésicules plus ou moins dilatées, d'origine inconnue, mais la transformation de disques en vésicules, en vue d'une dégénérescence, ne peut absolument pas être prise en considération sur ces images statiques. La possibilité d'un artefact de fixation ne peut être exclue (Oksche et Kirschstein, 1968). Les images de tels segments externes étant considérablement plus difficiles à obtenir que celles de l'organe pariétal de la même espèce (Pl. XVII, 4), il se trouve que la longueur de ces articles et celle des disques peuvent être sujettes à révision. Le segment externe atteint, sur les préparations les plus favorables, une longueur de  $5,5 \mu$ . En microscopie optique, sur des coupes plus complètes, on enregistre  $8 \mu$ .

Les disques de Lacerta muralis (Pl. XIII, 1, 2) présentent l'ultrastructure classique de saccules ouverts avec la membrane limitante repliée sur elle-même ce qui détermine un espace clair, en communication avec la cavité épiphysaire. Ils ont une épaisseur moyenne de  $240 \text{ \AA}$ . Ces saccules apparaissent avec une longueur maximum de  $2 \mu$ . Contrairement à ceux de Lampetra, ils sont donc du type court, très peu ou non flexueux et sont très voisins de ceux de l'organe pariétal de Lacerta muralis. La coupe la plus favorable (Pl. XIII, 2) obtenue jusqu'à ce jour contenait environ 120 disques, mais on peut prévoir un nombre plus élevé pouvant aller au moins jusqu'à deux cents disques. Après comparaison avec les saccules des segments externes de l'épiphyse des Anamniotes (Batrachiens : Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963; Kelly et Smith, 1964; Ueck, 1968 b - Poissons : Rüdeberg, 1966, 1968 a, b, 1969 b; Oksche et Kirschstein, 1967) et de Lampetra, la différenciation sensorielle ne peut être mise en doute.



PLANCHE XIII.

SEGMENTS EXTERNES DE CELLULES "P" DE L'EPIPHYSE DE LACERTA MURALIS.

(coupes longitudinales).

Fig. 1 - Mâle adulte; 30 Juin (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 31 500).

Relations entre un segment externe (Se) à disques réguliers et un segment interne (Si) dont les mitochondries (M) sont caractérisées par une "pseudomatrice". Le centriole C<sub>1</sub> et le segment connectif (Sc) sont caractéristiques.  
(El : ellipsoïde; L : lumière).

Fig. 2 - Mâle adulte; 30 Juin (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 41 000).

Le segment externe est constitué d'un nombre relativement élevé de disques (Di) (120 environ sur cette coupe). Les disques sont régulièrement empilés, des vésicules sont très rares. Du côté droit, une petite flèche indique que les disques sont en continuité avec la membrane plasmique (type cône). En bas, à gauche (grosse flèche), le hyaloplasme contient les doublets de tubules et prolonge le segment connectif. Les figs. 1 et 2 témoignent d'une bonne différenciation du segment externe des cellules "P".  
(L : lumière).

b) Type irrégulier.

Cependant, dans l'épiphyse de Lacerta muralis, annexés à des segments internes semblables à ceux auxquels appartiennent les articles externes réguliers, des éléments atypiques très comparables à ceux déjà vus dans l'étude de Lampetra sont à considérer. Ils sont constitués de tubules, de rares disques plus ou moins réguliers et de nombreuses vésicules (Pl. XIV, 2). Le lecteur se reportera ainsi à la discussion conduite pour Lampetra. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une différenciation atypique de segments externes et en conséquence d'une étape intermédiaire de la rudimentation : mais rien, cependant, ne permet d'être affirmatif.

Chez Lacerta viridis, de très rares empilements de disques, plus ou moins réguliers, ont été vus dans la lumière sans que puisse être précisé à quel type de photorécepteur ils appartiennent. Les segments externes, les mieux différenciés, contiennent jusqu'à 40 disques où s'intercalent des vésicules. Il semblerait, d'après ces considérations, que la régression sensorielle soit plus poussée chez Lacerta viridis que chez Lacerta muralis.

2 - Le segment interne (Pl. XIII, 1; Pl. XIV; Pl. XV, 1, 2).

Il comprend les constituants typiques des photorécepteurs : centre organisateur ellipsoïde, myoïde, parabolioïde. L'apex du segment interne présente souvent une saillie prononcée dans la cavité de l'organe : le segment externe le prolonge. Cette situation est également rencontrée dans l'organe pariétal. L'isthme, frangé de desmosomes, reste cependant moins étranglé que celui de Lampetra. La concentration apicale mitochondriale, correspondant à l'ellipsoïde, est très caractéristique.

a) L'ellipsoïde (Pl. XIII, 1; Pl. XIV; Pl. XV, 1).

Les mitochondries d'aspect sphérique ou ovoïde, bien que présentant une architecture classique, apparaissent - contrairement à celles des photorécepteurs rudimentaires, à celles des cellules "interstitielles" et des neurones - beaucoup plus claires et avec un aspect vacuolaire : cette différence, sur les mêmes préparations, élimine la possibilité qu'il s'agisse d'un artefact. Cet aspect s'explique par la réduction de l'espace matriciel, réduit à de simples cloisons ou à des travées réticulaires denses (Pl. XIII, 1; Pl. XIV, 1, 2; Pl. XV, 1). Dans les autres types cellulaires, la situation est inverse : la matrice sombre (après une fixation double) apparaît bien développée. Pour les mitochondries des cellules "P", c'est "l'espace intracristal" des crêtes qui se dilate, tout en conservant son aspect clair : ceci a pour conséquence, un cloisonnement des organites en chambres polymorphes. Comme l'a déjà proposé André (1961), à propos des cellules sexuelles mâles, il s'agit d'une "pseudo-matrice" qui s'oppose à la véritable matrice, située entre les crêtes, et le plus souvent foncée. Le traitement fixateur (glutaraldéhyde - acide osmique) ne semble pas devoir être mis en cause. Les recherches préliminaires sur les photorécepteurs de l'organe pariétal de Lacerta muralis, traités dans les mêmes conditions (Pl. XVII, 4), n'ont pas permis de remarquer cette particularité dont la signification physiologique reste énigmatique. Bien que certaines mitochondries aient tendance, dans certains cas, à se grouper et à montrer un accollement au niveau de leur feuillet externe, une transformation en gouttelette lipidique (Berger, 1966 : yeux de Lebistes) n'a jamais été constatée.

A l'intérieur de l'isthme et latéralement à l'ellipsoïde, des faisceaux de microtubules n'apparaissent pas aussi fournis et réguliers que dans les photorécepteurs rudimentaires.

b) Le myoïde (Pl. XV, 1, 2).

Juste au-dessous de l'ellipsoïde et parfois même encapsulés par l'ellipsoïde, deux ou quatre dictyosomes (Pl. XV, 1), aux dimensions réduites (sacculs courts et peu développés), sont à l'origine d'un matériel microvésiculaire parfois important. Mais, contrairement aux photorécepteurs rudimentaires, la genèse de grains de sécrétion n'est pas encore observée.

PLANCHE XIV.

CELLULES DE TYPE "P" : LACERTA MURALIS.

Fig. 1 - Mâle adulte (L = 6,2 cm); 28 Mai (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 37 000).

Coupe longitudinale du segment interne (Si) et du segment externe (Se). Dans la lumière (L), le segment externe est constitué d'un empilement régulier de disques. La section ne passe pas par le segment connectif. Les disques sont en contact avec la membrane plasmique (type cône). Cependant, dans la région droite inférieure du segment externe, les disques et la membrane plasmique sont indépendants, ce qui pourrait correspondre au bord du segment connectif. Dans le segment interne (Si), une concentration de mitochondries à pseudomatrice est évidente.

(CI : cellule "interstitielle").

Fig. 2 - Mâle adulte (L = 6,2 cm); 28 Mai (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 32 000).

Le segment externe (Se) d'une cellule "P" montre une minorité de disques (Di) irrégulièrement répartis qui constituent des figures semi-concentriques, où alterne un matériel vésiculaire abondant (Vse). Si la technique de fixation n'est pas à mettre en cause (?), il paraît vraisemblable qu'il s'agisse d'une phase intermédiaire de rudimentation. L'ellipsoïde (El) du segment interne (Si) contient des vésicules lisses et un centriole (C) auquel deux racines à striation périodique (Rp) sont annexées.

(El : ellipsoïde; L : lumière).



L'ergastoplasme et les ribosomes ont une extension variable selon les cellules considérées, mais d'une façon générale, ils n'atteignent pas un développement aussi important que celui des cellules "sensorielles" rudimentaires.

c) Le paraboloïde (Pl. XV, 2).

En position supranucléaire, il est constitué par un amas désordonné de saccules du reticulum. Les espaces entre les saccules sont fournis de particules glycogéniques, soit libres (type  $\beta$ ), soit en rosette (type  $\alpha$ ). La présence du glycogène particulaire sera discutée, ultérieurement, à l'occasion de l'observation des corps et "Nebenkerne" glycogéniques des photorécepteurs rudimentaires.

3 - Le corps cellulaire (Pl. XV, 2, 3).

Le noyau, à un ou deux nucléoles, dont la chromatine est diffuse, peut présenter, à cause d'échancrures importantes, des contours irréguliers. Dans le cytoplasme qui forme une mince couche périnucléaire sont retrouvés des mitochondries, des saccules ergastoplasmiques, des vésicules, des polysomes et parfois des microtubules fasciculés.

4 - Le pédicule basal (Pl. XV, 3).

Il s'enfonce dans les couches profondes de l'épithélium épiphysaire et se distingue aisément par la présence de nombreux microtubules, orientés parallèlement à l'axe du prolongement. Les microtubules font place, ici et là, à des vésicules claires de 400 Å de diamètre moyen qui rappellent les vésicules synaptiques. Des grains denses de 1 000 Å de diamètre moyen, sont très comparables à ceux des photorécepteurs de l'organe pinéal de Lampetra. Ils apparaissent cependant, relativement plus rares, et des concentrations, semblables à celles des photorécepteurs rudimentaires de Lacerta, n'existent pas. La rareté de tels grains est à mettre en parallèle à celle observée dans les photorécepteurs rudimentaires d'Anguis fragilis (Collin, 1967 c; Oksche et Kirschstein, 1968; Petit, 1969) et de Tarentola mauritanica (Collin, 1967 c). L'existence de rubans de type synaptique, dans de tels prolongements, reçoit des preuves dans trois cas seulement et leur interprétation est donnée ultérieurement (CHAPITRE IV). Il existe des différences importantes entre ce type de pédicule et celui des photorécepteurs rudimentaires de la même espèce.

De tels pédicules n'ont, encore, jamais montré de rapports avec la membrane basale.

## C - LE CONCEPT DE PHOTORECEPTEUR RUDIMENTAIRE

(Collin 1966-1969).

Dans la mesure où nous acceptons l'hypothèse de Bargmann (1943) - INTRODUCTION - nous devons être en mesure de démontrer chez les Sauropsidés et les Mammifères la persistance de cellules de type sensoriel ayant subi une rudimentation. Il est vraisemblable (Collin, 1968 b) que de telles cellules soient déjà en place chez les Anamniotes : cependant, les preuves ne sont pas apportées. La régression affecte les éléments polaires (conception établie à partir des observations optiques - CHAPITRE II) et entrave la fonction sensorielle.

L'étude des photorécepteurs de Lampetra et des cellules "P" de Lacerta a montré, à côté de caractères spécifiques, de grandes analogies avec les cônes des yeux latéraux. La répartition des organites cellulaires est remarquable : leur localisation dans la cellule senso-

PLANCHE XV.

CELLULE DE TYPE "P" CHEZ LACERTA MURALIS.

Fig. 1 - Mâle adulte (L = 4,5 cm); 27 Juin (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 10 000).

L'ellipsoïde (El) est composé de mitochondries à pseudomatrice. L'appareil de Golgi (G), réduit à deux dictyosomes, ne montre pas de signes importants d'activité sécrétoire.

Fig. 2 - Mâle adulte (L = 6,2 cm); 28 Mai (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 36 000).

Un paraboloïde (Pa) occupe régulièrement la région supranucléaire (noyau = N). Dans les interstices des saccules lisses, les particules de glycogène  $\beta$  ou rosettes  $\alpha$  sont assez nombreuses. (Gl : glycogène).

Fig. 3 - Adulte (L = 4 cm); 27 Juin (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 15 000).

Corps cellulaire et pédicule basal. Dans le corps cellulaire, le noyau (N) possède des contours irréguliers. Le pédicule (Pé) est plus particulièrement riche en microtubules (Mt) et en vésicules de type synaptique. Des corps multivésiculaires (Cmu) sont encore présents. Des grains denses (sécrétion ?) et des rubans de type synaptique, bien que situés dans ce type cellulaire, ne peuvent être observés ici. A proximité du corps cellulaire et du pédicule, des prolongements basaux de PRS sont reconnaissables par la présence de grains de sécrétion. La flèche indique un prolongement (nerveux ?), de nature indéterminée.

rielle est stricte et vraisemblablement en rapport avec leur spécialisation dans la photosensibilité.

Si la cellule sensorielle subit effectivement une régression graduée, on peut espérer saisir tous les stades d'une telle transformation. C'est alors qu'apparaît la notion de lignée des cellules de type sensoriel. Comme les cellules présentent des caractères voisins (en rapport avec leur origine et leur phylogénie) ou différents (en rapport avec la perte ou l'acquisition d'une fonction), il est nécessaire d'établir une nomenclature.

Celle que nous proposons ici, tient compte de l'aspect fonctionnel et phylétique. Nous distinguons :

- des photorécepteurs,
- des photorécepteurs rudimentaires,
- des pinéalocytes.

- Le photorécepteur présente des caractères ultrastructuraux, voisins de ceux des yeux latéraux.

- Le photorécepteur rudimentaire conserve la polarité et la répartition stricte des organites cellulaires du photorécepteur, mais subit une rudimentation bipolaire qui affecte le pôle photorécepteur (segment externe) et le pôle neurotransmetteur (= pédicule basal asynaptique). La fonction photosensorielle, au sens conventionnel, est perdue.

- Le pinéalocyte subit une régression aussi poussée, ou plus poussée, au niveau des structures polaires. La répartition stricte des organites cellulaires s'estompe. La fonction sensorielle est perdue.

Tous ces types cellulaires peuvent montrer les caractères cytologiques d'une activité sécrétoire. Une telle nomenclature s'impose donc depuis qu'une pluralité des cellules de type sensoriel est reconnue chez Lacerta muralis.

#### D - LES PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES SECRETOIRES DE LACERTA (= PRS).

(Figs. 5, 6; Pl. XVI à XXIII).

Jusqu'en 1966, les études -en microscopie électronique - réalisées sur l'épiphyse des Lacertiliens, n'avaient pratiquement consisté qu'en l'examen du segment externe des cellules sensorielles. L'importance quantitative de ces segments externes n'était pas mentionnée et aucun auteur n'était parvenu à démontrer les autres caractères des cellules sensorielles. Steyn (1960) pressentait, chez Cordylus polyzonus, une transformation au niveau de tels éléments : "The epiphyseal cell is clearly a much more modified variety of photosensory cell than the pineal eye sensory cells which in C. polyzonus are still exposed to light and resemble closely the lateral eye ... It is not impossible for the epiphyseal cells to have both a pressure receptor and secretory function in lizards".

Lierse (1965), à la suite d'observations chez un exemplaire d'Anolis carolinensis, montre que les segments externes contiennent de nombreuses "lamelles" et "vésicules" et des figures de dégénérescence. Il décrit essentiellement les cellules de soutien et, d'après les résultats actuels, sur les Lacertiliens, il semble bien qu'il les ait confondues avec les photorécepteurs. Oksche et Kirschstein (1966 a) constatent, chez l'Iguane, aucune structure typique lamellée rappelant un segment externe. Enfin, à propos d'une Note sur le Téléostéen Phoxinus, Oksche et Kirschstein (1966) mentionnent très brièvement que dans l'épiphyse de l'Iguane, de l'Orvet, du Léopard vivipare et du Léopard agile (!), il existe plusieurs types de segments externes. Ils signalent encore des grains denses dans des cellules indéterminées. "La transformation et la disparition des récepteurs" restent obscures.

Nos recherches sur Lacerta viridis et muralis ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux (Collin, 1967 a, c, d; 1968 b, c; Collin et Kappers, 1968). Une synthèse de nos résultats, et un certain nombre de compléments sont présentés ici.

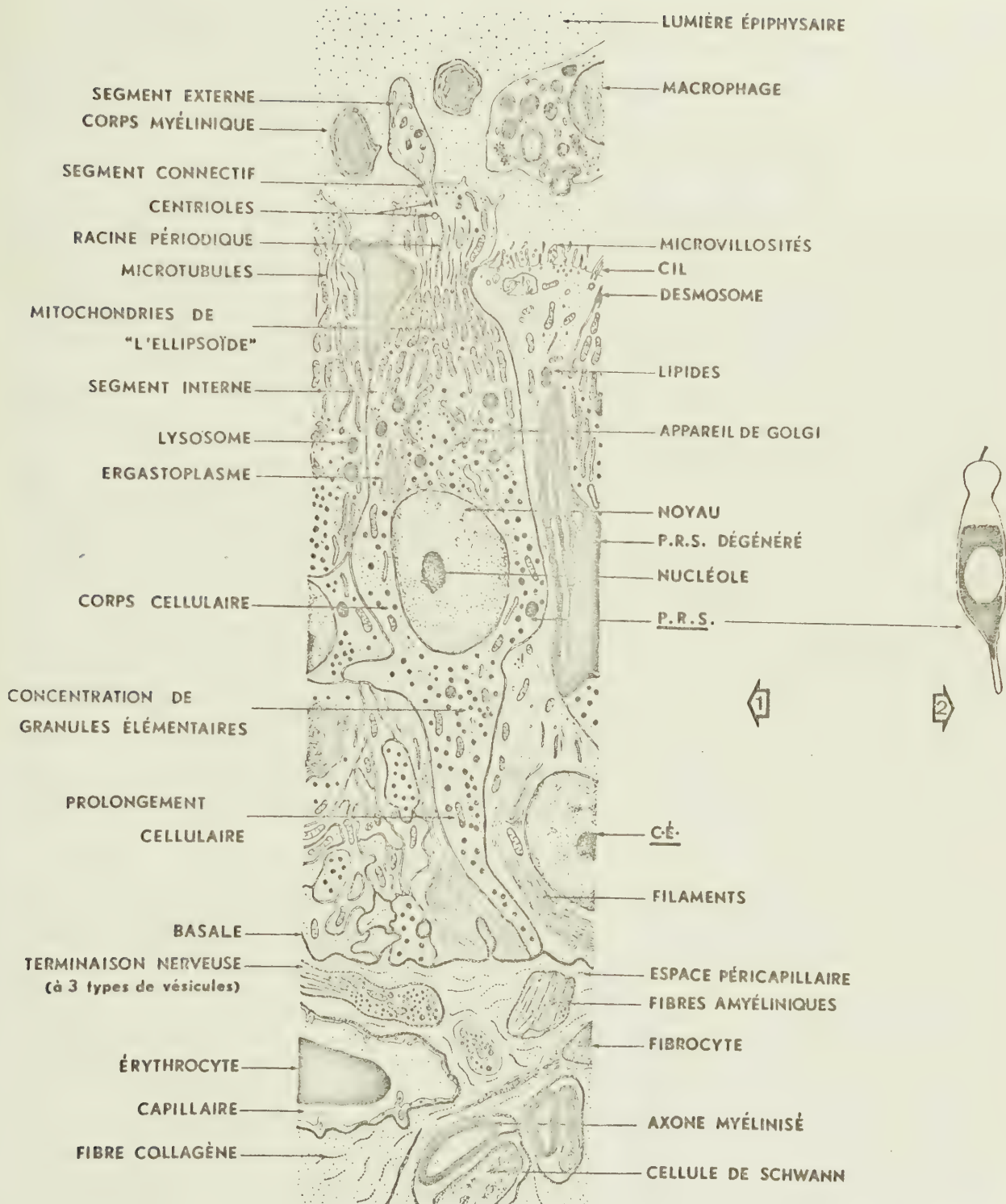


FIGURE 5.

L'EPIPHYSE DE LACERTA VIRIDIS (Collin, 1967 d).

1/ Coupe transversale de l'épithélium épiphysaire : reconstitution d'après des coupes ultrafines.  
(PRS : photorécepteur rudimentaire sécrétoire; Cé : cellule "interstitielle" de type épendymaire).

2/ Localisation au niveau des PRS des réactions positives dans la recherche de la 5-HT.  
(en noir au niveau du PRS).







Les deux espèces montrent assez peu de différences. Nous les considérerons en même temps.

1 - Le segment externe.

a) Critères d'une rudimentation.

- Elle peut être quantitative : les segments externes disparaissent.
- Elle peut être qualitative : les segments externes persistent, mais ils deviennent atypiques.

Si le segment externe persiste, il doit montrer un centre organisateur (dans le segment interne), un segment connectif de structure  $9 + 0$ . Cet article présente des anomalies, au niveau des membranes porteuses des photopigments présumés - c'est-à-dire des disques. Mais il présente toujours une matrice hyaloplasmique plus ou moins développée, limitée par la membrane plasmique.

Les anomalies, produites au niveau des disques, peuvent être variées : régression quantitative par différenciation insuffisante, ou alors différenciation suivie d'une dégénérescence ontogénétique. Un matériel différent des disques peut être mis en place.

Mais il n'est pas impossible qu'une régression affecte uniquement les photopigments, car les chaînes métaboliques responsables de leur synthèse ne sont plus fonctionnelles. Dans ce cas, il faut supposer qu'il pourrait exister (stade transitoire de la régression) des segments externes à disques différenciés, mais incapables d'assurer une bonne réception de l'énergie rayonnante. Une réponse à ce problème ne pourra être donnée que lorsqu'il sera possible de tester électrophysiologiquement et biochimiquement de telles cellules, de sorte, que de nos jours, nous ne pouvons encore envisager cette éventualité.

Dans l'état actuel de ces recherches, la régression des articles externes est considérée à partir de la surface des membranes présumées porteuses des photopigments et, en conséquence, du nombre et de la longueur des disques, de la régularité de l'alternance de ces saccules. Un matériel, différent des disques, est considéré comme anormal.

Enfin, la régression du pôle récepteur doit s'accorder avec celle du pôle neuro-transmetteur. C'est la raison pour laquelle il est nécessaire, malgré de grandes difficultés dues aux intrications cellulaires, de relier l'observation du segment externe à celle des autres régions de la cellule : segment interne, corps cellulaire, pédicule basal asynaptique. Ces conditions sont remplies chez Lacerta : elles permettent de définir la pluralité.

b) Observations chez Lacerta.

Le centre organisateur est constitué de deux centrioles (à 9 triplets de tubules, comme chez Lampetra), avec  $C_1$  axial et  $C_2$  proximal, localisés à l'apex du segment interne (Pl. XVI, 2; Pl. XVII, 1). Chaque centriole émet des racines à striation périodique qui sont parfois très développées (en longueur et largeur). Elles s'enfoncent profondément (Pl. XVI, 1) dans le cytoplasme et sont constituées de stries transversales et de fibres longitudinales, de nature probablement protéique. La période est variable : 660 à 780 Å. De telles formations (Collin, 1967 a) avaient déjà été rencontrées au niveau des cellules sensorielles de l'oeil pariétal de Lézards (Eakin et Westfall, 1960, Eakin, 1963).

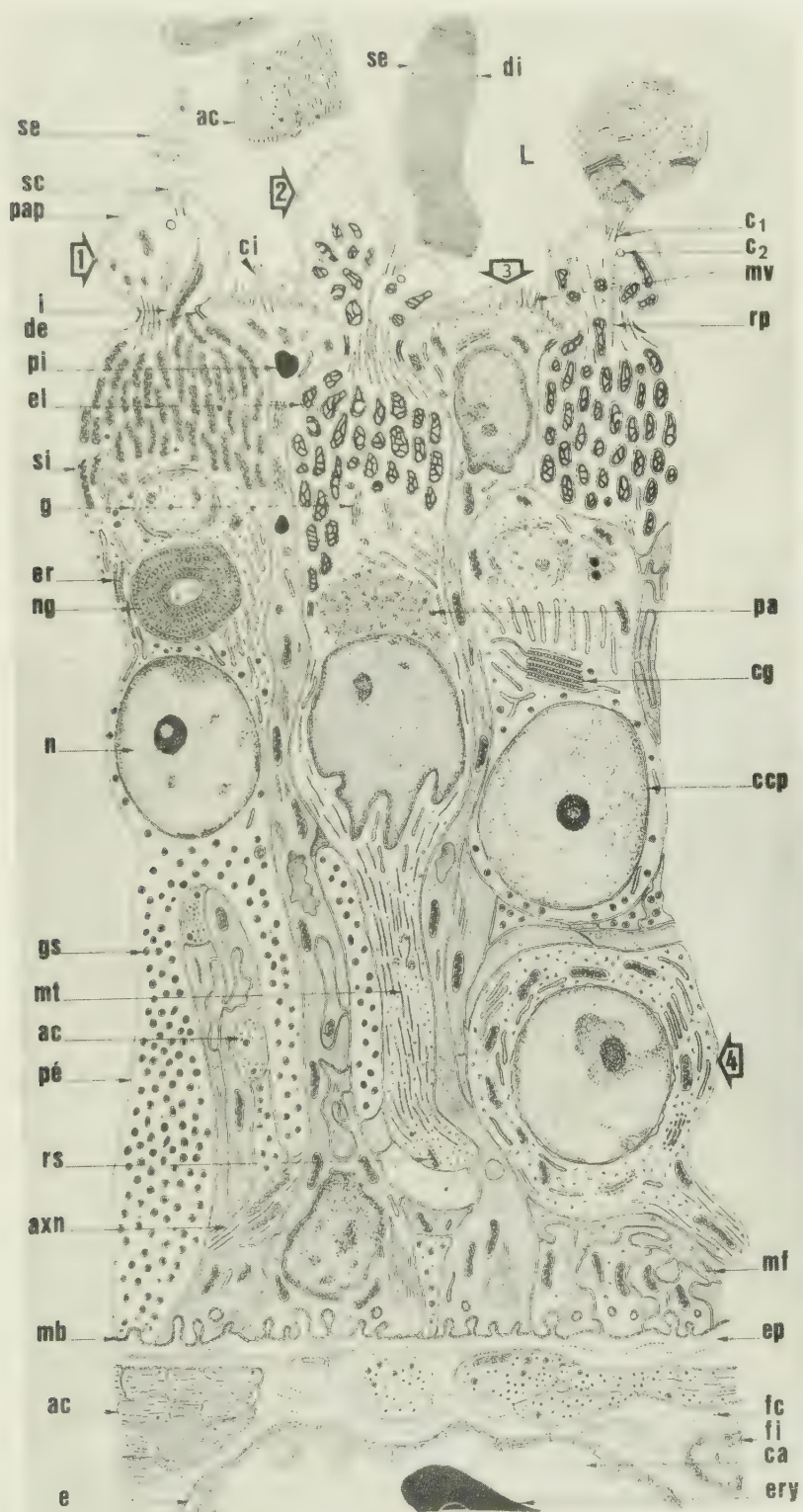
Cette racine est ici plus développée en longueur que celle de Lampetra. Le centriole axial se prolonge, dans la lumière, au niveau d'un segment connectif, par l'intermédiaire de doublets de tubules - formule théorique :  $9 + 0$ . Sur les coupes du segment connectif, contrairement à l'oeil pariétal (Eakin, 1963) et à l'organe pinéal de Lampetra, des figures étoilées à symétrie d'ordre 9 ne sont jamais rencontrées. Le contour des sections est le plus souvent irrégulier (Pl. XVII, 2, 3). De plus, la position des doublets de tubules est inhabituelle, et il est fréquent que les doublets se rapportent à des formules  $7 + 2$  ou  $8 + 1$ . Cette répartition quelconque n'a pas été signalée chez les Anamniotes; il paraît vraisemblable qu'elle soit en relation avec la régression de l'appareil sensoriel récepteur.

FIGURE 6.

L'EPITHELIUM EPIPHYSIAIRE DE LACERTA MURALIS : PLURALITE DES "PHOTORECEPTEURS"  
(Collin, 1967 c, d; 1968 b).

1/ Photorécepteur rudimentaire sécrétoire (= P.R.S.). 2/ Cellule de type photorécepteur (= "P").  
3/ Cellule "interstitielle" de type épendymaire. 4/ Cellule ganglionnaire.

Ac : afférences catécholaminergiques; Axn : axone amyélinique; C<sub>1</sub> : centriole axial; C<sub>2</sub> : centriole oblique; Ca : capillaire; Ccp : corps cellulaire de PRS; Cg : corps glycogénique; Ci : cil; De : desmosome; Di : disque; E : endothélium fenêtré et pinocytaire; El : ellipsoïde; Ep : espace péricapillaire; Er : ergastoplasme; Ery : erythrocyte; Fc : fibre collagène; Fi : fibrocyte; G : appareil de Golgi; Gs : grain de sécrétion; I : isthme; L : lumière épiphysaire; Mb : membrane basale; Mf : microfilaments; Mt : microtubules; Mv : microvillosité; N : noyau; Ng : "nebenkern" glycogénique; Pa : paraboloïde; Pap : prolongement apical de cellule de type photorécepteur (PRS ou "P"); Pe : pédicule basal de cellule de type photorécepteur (PRS ou "P"); Pi : pigment; Rp : racine à striation périodique; Rs : ruban et vésicules de type synaptique; Sc : segment connectif; Se : segment externe; Si : segment interne.







Le segment externe (Pl. XVI, 1; Pl. XVII, 1), proprement dit, prolongement du segment connectif, a une forme de massue (Collin, 1967 a). Il se retrouve de façon plus ou moins régulière, annexé au segment interne. Les observations optiques, en coupes séries, laissent apparaître de grandes variations : certains segments externes pourraient être absents, ou réduits au segment connectif (voir aussi Collin, 1967 a).

Le hyaloplasme des segments externes est enveloppé par la membrane plasmique (Pl. XVI, 1; Pl. XVII, 1). Les articles externes ont des dimensions variées, mais restent assez souvent bien développés en longueur (Pl. XVII, 1). L'exemplaire présenté à la Pl. XVII, 1, retrouvé fréquemment (mais l'incidence des coupes est rarement aussi favorable), est absolument caractéristique par son aspect rudimentaire. Un segment externe d'oeil pariétal est présenté en parallèle (Pl. XVII, 4). Le hyaloplasme est le plus souvent occupé par des vésicules claires et denses (Collin, 1967 a; Oksche et Kirschstein, 1968).

La Figure 1, Pl. XVII groupe les organites atypiques des segments externes :

- Des vésicules plus ou moins denses.
- Des corps denses rappelant, par une structure homogène et une membrane limitante, des lysosomes primaires.
- Des corps multivésiculaires - voir aussi Collin, 1968 b, fig. 1 - .
- Des systèmes concentriques de membranes plus ou moins développés.
- Des corps limités par une membrane unitaire à contenu hétérogène suggérant une dégradation.
- Des microvésicules claires.
- Des vésicules claires de taille variable.
- Des vacuoles très dilatées (jusqu'à  $2 \mu$ ).

A l'extrémité (en haut et à gauche) de ce segment externe, un saccule - d'épaisseur variable - indépendant, ne peut être homologué à un disque.

La majorité des organites semble être spécifique de l'épiphyse. A part quelques structures vésiculaires et tubulaires, les segments externes des yeux latéraux n'ont jamais montré, dans les conditions normales, les constituants précédents.

Certains de ces constituants ne sont pas sans suggérer une activité lytique (voir aussi Oksche et Kirschstein, 1968). Peut-être y a-t-il eu, au cours de l'ontogénèse une différenciation plus ou moins conséquente de disques qui subiraient ensuite une dégradation. Bien que certaines images soient tentantes pour suggérer de tels processus, nous préférons attendre la mise en évidence d'activités enzymatiques lytiques, pour donner l'interprétation définitive à une telle dégradation. Des recherches ontogénétiques, comme elles ont été poursuivies chez Pica, méritent d'être entreprises chez Lacerta.

Un certain nombre de segments externes (Pl. XVI, 2), de plusieurs microns, ne montre pas les indices nets d'une éventuelle dégradation. Ces articles possèdent un hyaloplasme dépourvu d'organites cellulaires, mis à part les doublets de tubules plus ou moins flexueux.

Il reste néanmoins possible de prendre actuellement position sur la nature de tels segments externes. Les seules surfaces susceptibles d'être porteuses de photopigments pourraient (?) correspondre aux membranes des vésicules. Or, celles-ci s'avèrent excessivement réduites, par rapport aux surfaces des cellules "P". Ceci permet donc de conclure à l'existence de segments externes rudimentaires.

## 2 - Le segment interne (Pl. XVIII à Pl. XXII, 1).

Vu l'analogie existant dans la répartition des organites cellulaires du segment interne de Lampetra et de Lacerta (cellules "P"), nous maintiendrons (Collin, 1967 a, c, d; Wartenberg et Baumgarten, 1968) la nomenclature adoptée pour les cellules photoréceptrices. Il semble cependant évident que certains constituants ne soient pas engagés dans une fonction identique. Par exemple, l'énergie stockée (sous forme de glycogène), ou libérée au niveau des mitochondries de l'ellipsoïde, ne peut plus être considérée dans un photorécepteur rudi-

PLANCHE XVI.

SEGMENTS EXTERNES ET INTERNES DE P. R. S. DE LACERTA.

Fig. 1 - Lacerta muralis - Femelle adulte (L = 4,8 cm); 25 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 39 000).

Dans le prolongement apical et le segment interne (Si) d'un PRS, une racine à striation périodique (Rp) montre la régularité des éléments fibrillaires longitudinaux et les bandes transversales. Chaque bande transversale sombre est accompagnée d'une bande claire. (M : mitochondrie).

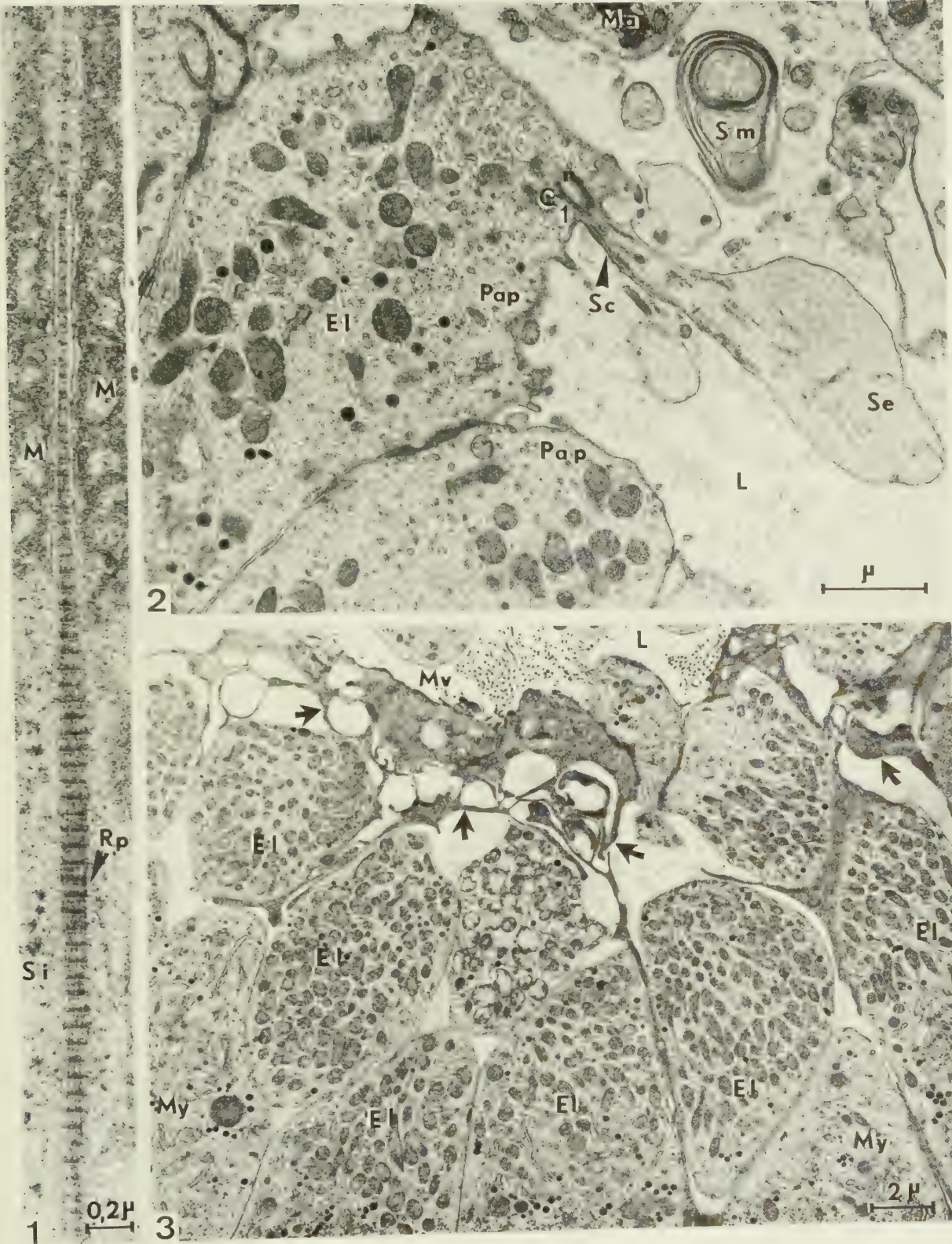
Fig. 2 - Lacerta viridis - Mâle adulte; 11 Juin (après-midi); Os-Palade.  
(X 18 000).

L'un des deux prolongements apicaux (Pap) de PRS montre les relations avec un segment externe (Se) rudimentaire. Le centriole axial (C1) émet ses doublets de tubules dans le segment connectif (Sc). Aucun matériel vésiculaire n'est reconnaissable dans le segment externe. Dans la lumière (L) épiphysaire, un macrophage (Ma) voisine un système myélinique (Sm) réduit.

Fig. 3 - Lacerta viridis - Le même que celui de la fig. 2.  
(X 5 500).

Une section oblique des PRS permet, à ce faible grossissement, d'identifier la richesse en mitochondries de l'ellipsoïde (El). Deux coupes de myoïdes (My) se rencontrent en bas de la figure (à gauche et à droite). Dans la lumière épiphysaire (L), un champ de microvillosités (Mv) en section transversale est à rapporter aux cellules "interstitielles" de type épendymaire. De plus, les flèches indiquent un matériel dense à attribuer à la dégénérescence de PRS, suivie d'une expulsion dans la lumière de l'organe (voir Collin 1967 a).







mentaire, comme utilisée à des fins de photoréception et de neurotransmission. Le myoïde montre une activité de synthèse et de sécrétion qui, au niveau des "photorécepteurs", n'a pu être visualisée directement qu'en 1967 (Collin, 1967 a, c, d) et est, vraisemblablement, différente dans sa nature de celle mise en évidence dans les yeux latéraux, par les méthodes indirectes (Young et Droz, 1968).

La répartition stricte et successive des constituants cellulaires du segment interne : centre organisateur, ellipsoïde, myoïde, corps glycogéniques (comparables aux paraboloïdes), justifie bien que nous ayons affaire à un photorécepteur d'un type particulier et non à un pinéalocyte (voir antérieurement : le concept de photorécepteur rudimentaire). Notre terminologie (Collin 1967-1968) est en bon accord avec Vivien-Roels (1969 : cellules pseudo-sensorielles de Pseudemys), mais en désaccord avec Wartenberg et Baumgarten (1968), Petit (1969), Rüdberg (1969 b) qui ne tiennent pas compte de l'aspect phylétique du problème.

Dans les travaux de Steyn (1960), Lierse (1965), le segment interne n'est pas analysé. Oksche et Kirschstein (1966 a) montrent, chez l'Iguane, une concentration de mitochondries dans des massues qui s'avancent dans la cavité épiphysaire : elles rappellent le segment interne des photorécepteurs.

Le segment interne a fait, ensuite, l'objet de travaux (Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968) qui ne confirment que partiellement les résultats de Collin (1967 a, c, d; 1968 b).

Le segment interne de Lacerta présente des caractères voisins et différents de celui de Lampetra. Le prolongement apical qui fait saillie dans la lumière épiphysaire (Pl. XVI, 2; Pl. XVIII, 1), bien que développé, n'atteint pas la longueur de celui du Cyclostome. Dans de nombreux cas (L. muralis; Tarentola mauritanica), il arrive même que la région apicale soit au même niveau que celle des cellules "interstitielles" de type épendymaire. Alors que le segment interne est très grêle chez Lampetra, il apparaît dilaté chez Lacerta - ce qui explique le pincement subi par les cellules "interstitielles", dans les régions moyennes et presque apicales (Figs. 5, 6; Pl. XVIII, 1).

#### a) Le prolongement apical (Pl. XVIII, 1).

La membrane plasmique s'évagine et constitue des microvillosités polymorphes. Certaines vésicules sont parfois en contact ouvert avec cette membrane et suggèrent des processus de pinocytose. A côté du centre organisateur et de ses annexes, se trouvent des vésicules lisses, des microtubules et des mitochondries plus ou moins nombreuses. Des inclusions lipidiques ne sont présentes qu'exceptionnellement. Des grains de sécrétion sont très rares.

#### b) L'isthme (Pl. XVIII, 1, 2).

Le hyaloplasme subit l'étranglement habituel pour constituer l'isthme, bourré de microtubules orientés parallèlement à l'axe cellulaire (Pl. XVIII, 2). A la périphérie, les zonules d'adhésion (Pl. XVIII, 1, 2) renforcent les contacts avec les cellules "interstitielles" de type épendymaire.

#### c) L'ellipsoïde.

Après l'isthme, au moment où le segment interne s'enfonce dans l'épithélium, il faut noter une concentration régulièrement importante de mitochondries (Pl. XVI, 3; Pl. XVIII, 1). De taille moyenne, elles sont le plus souvent allongées et orientées, comme les microtubules, selon l'axe cellulaire. En fixation osmiée, leur matrice est claire. Un prétraitement à la glutaraldéhyde permet d'obtenir une matrice régulièrement dense. Mais, quel que soit le traitement fixateur appliqué, leur ultrastructure se maintient et reste foncièrement différente de celle des cellules "P". Ici, la matrice est bien développée et traversée de tubules chez L. viridis. Dans la région de l'ellipsoïde, se rencontrent quelques microtubules, de rares grains de sécrétion, des vésicules lisses et de rares saccules ergastoplasmiques.



PLANCHE XVII.

COMPARAISON DES SEGMENTS EXTERNES DE P. R. S. EPIPHYSIAIRE ET DE PHOTORECEPTEUR  
DE L'ORGANE PARIETAL.

Fig. 1 - Lacerta viridis - 17 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 26 000).

Ce cliché montre que les segments externes (Se) des PRS ne subissent pas obligatoirement une rudimentation en longueur puisque celui-ci atteint plus de  $7 \mu$ . Bien que le centre organisateur (C) et le segment connectif (Sc) n'apparaissent pas transformés morphologiquement, le segment externe (Se) est très modifié. L'absence de disques (Di) est évidente. Par contre, l'article externe est riche en structures vacuolaires (Vac) et vésiculaires (Vse), en corps plus ou moins denses (Cd) et multivésiculaires (Cmu).  
(L : lumière).

Fig. 2 - Lacerta viridis - Le même que fig. 1.  
(X 38 500).

Coupe transversale de segment connectif (segment externe de PRS). Remarquer la structure  $9 + 0$  et l'absence de symétrie des doublets de tubules (flèche).

Fig. 3 - Lacerta viridis - Le même que la fig. 1.  
(X 38 500).

Section transversale de segment externe de PRS dans la région proximale. Mêmes remarques que précédemment, mais présence d'un corps multivésiculaire.

Fig. 4 - Lacerta muralis - Mâle adulte (L = 5,5 cm); 20 Juin, Gl-Os-Ph.  
(X 42 000).

Photorécepteur de l'oeil pariétal de Lacerta muralis. Le segment externe (type cône), sectionné longitudinalement dans sa région proximale et moyenne, montre un empilement régulier de disques (Di) qui contraste avec le segment externe de la fig. 1. Dans le segment interne (Si), le centre organisateur ( $C_1$  et  $C_2$ ) établit les relations habituelles avec le segment externe grâce au segment connectif (Sc) et les doublets de tubules (Dt). Les mitochondries (M), contrairement aux photorécepteurs épiphysaires (Pl. XV, fig. 1), ne sont pas caractérisées par une pseudomatrice.  
(L : lumière; Mv : microvillosité).







d) Le myoïde.

Son étude ne sera que brièvement envisagée, à cause du CHAPITRE V. L'appareil de Golgi (Pl. XIX), bien développé, montre les signes d'une intense activité sécrétoire (Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968). L'ergastoplasme juxtanucléaire comprend des saccules abondants, richement bordés de grains de Palade. Les polysomes sont nombreux. Les saccules de l'ergastoplasme enveloppent l'appareil de Golgi de toute part. Des empilements (Pl. XX, 2) rappellent les corps de Nissl de certains neurones.

Deux types d'inclusions se présentent régulièrement dans le myoïde :

- . Les grains de sécrétion (Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968).
- . Les lysosomes (Collin, 1967 a, d; Oksche et Kirschstein, 1968) et leurs dérivés.

- Les grains de sécrétion (Pl. XIX; Pl. XXII, 1; Pl. XXIII).

Ils sont façonnés dans l'appareil de Golgi. Leur ultrastructure et leur genèse sont décrites ultérieurement. Des mesures établies sur un très grand nombre de grains permettent d'établir un diamètre (ou plus grand diamètre pour les formes ovoïdes) de 500 Å à 3 200 Å chez Lacerta viridis (Collin et Ariëns Kappers, 1968), la plupart sont situés entre 1 000 Å et 2 000 Å. Chez Lacerta viridis, les limites atteignent 600 Å à 3 400 Å; la majorité des diamètres des grains s'étalant de 1 000 Å à 2 500 Å.

Wartenberg et Baumgarten (1968) confirment nos observations (Collin, 1967 a, c, d). Cependant, Oksche et Kirschstein (1968) sont plus nuancés et, à propos des grains de sécrétion, ils n'éliminent pas la possibilité d'un contenu en prépigments.

Les grains de sécrétion sont nombreux à la périphérie ou au centre du complexe golgien (cas des figures annulaires de dictyosomes : Pl. XIX).

- Les corps denses ou lysosomes (Pl. XVIII, 3, 4, 5).

Essentiellement, au niveau du complexe golgien - et ceci a été vérifié histochimiquement - se rencontrent des corps plus ou moins denses homogènes ou hétérogènes de taille variable (jusqu'à 3,5  $\mu$ ). Ils apparaissent à différents états d'évolution. Leur contenu est granuleux, finement homogène (Ly1 : Pl. XVIII, 3) : il s'agit de lysosomes primaires. D'autres présentent des inclusions denses auxquelles s'ajoutent des petites vacuoles d'aspect lipidique. Les étapes suivantes de leur évolution ont été suivies. La planche XVIII, 5 représente un lysosome de plus de 3  $\mu$ , contenant de grosses inclusions de nature apparemment pigmentaire (voir aussi Collin, 1967 a, fig. 6). Sur la figure 4, Pl. XVIII, s'observe un véritable granule (de plus de 2  $\mu$ ) pigmentaire (lipofuchsine ?).

Au microscope à lumière, une réaction positive à la fuchsine paraldéhyde est décelable au niveau du complexe golgien. La réaction affecte des grains de la taille des lysosomes et ne correspond aucunement à l'accumulation d'une neurosécrétion. Un fait semblable a été considéré antérieurement par Lévêque, Stutinsky, Porte et Stoeckel (1966), à propos du récessus infundibulaire. En effet, des activités phosphatasiques acides (Technique de Gomori, modifiée selon Miller et Palade, 1962, 1964) sont décelées aux mêmes endroits (Collin et Turchini : Collin, 1967 d).

De rares figures (Pl. XVIII, 3, 4) montrent des contacts entre lysosomes et grains de sécrétion. Des processus analogues sont connus pour certaines glandes endocrines. Si les grains de sécrétion contiennent de la 5-hydroxytryptamine (CHAPITRE V), il est possible, qu'en relation avec le stockage, cette monoamine - entre autres substances - puisse être partiellement dégradée par les lysosomes, ce qui conduirait à la formation de lipofuchsines ou neuromélanines. Hirose (1968) - à propos de certains neurones - fait remarquer de tels processus de dégradation en relation avec l'altération des catécholamines.

La présence et l'abondance des lysosomes ne sont pas surprenantes ici : elles ont été considérées dans les cellules sécrétrices de nombreux Invertébrés et Vertébrés.

PLANCHE XVIII.

LE SEGMENT INTERNE DES PRS DE LACERTA VIRIDIS ET L. MURALIS.

Fig. 1 - Lacerta viridis - Mâle adulte; 21 Avril (matin); Os-Palade.  
(X 12 000).

Remarquer l'alternance des PRS et des cellules "interstitielles" (CI) de type épendymaire. Le gonflement cytoplasmique du segment interne (Si) explique le pincement, presque apical, des cellules "interstitielles". L'une de ces cellules "interstitielles" (CI) est coiffée d'un cil (Ci) et de microvillosités (Mv). L'autre (CI, en bas, à droite) possède un noyau (N) apical. Dans les conditions d'observation, de tels noyaux occupent généralement une position basale. Dans le PRS, les zones apicales du segment interne sont visibles : le prolongement apical (Pap), l'isthme (I) et l'ellipsoïde (El) dont les mitochondries (M), (comme pour les PRS de L. muralis) montrent une matrice classique. Dans le segment interne (Si) quelques rares grains de sécrétion (Gs) et un dictyosome (G) très apical.  
(De : desmosome; L : lumière).

Fig. 2 - Lacerta viridis - Le même que celui de la fig. 1.  
(X 32 000).

Le développement apical des cellules "interstitielles" (CI) s'explique par la présence d'un étranglement du segment interne des PRS, constituant l'isthme (I) sillonné de microtubules (Mt). Au niveau de l'isthme des desmosomes (De) sont toujours présents.

Fig. 3 - Lacerta viridis - Mâle adulte; 21 Avril (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 20 000).

Principalement dans le segment interne des PRS, les lysosomes (Ly<sub>1-2</sub>) sont fréquents, au voisinage du complexe golgien. Ici, Lv<sub>1</sub> montre une structure homogène. Lv<sub>2</sub> présente une ultrastructure complexe. A côté d'une matrice finement homogène, observer des inclusions très denses (pigments ?) et claires (lipidiques ?). La flèche indique un contact avec un grain dense, du type grain de sécrétion (Gs).

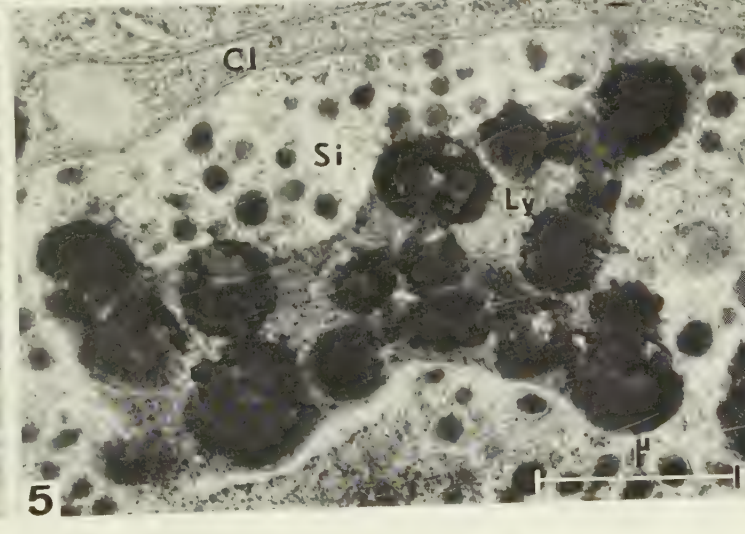
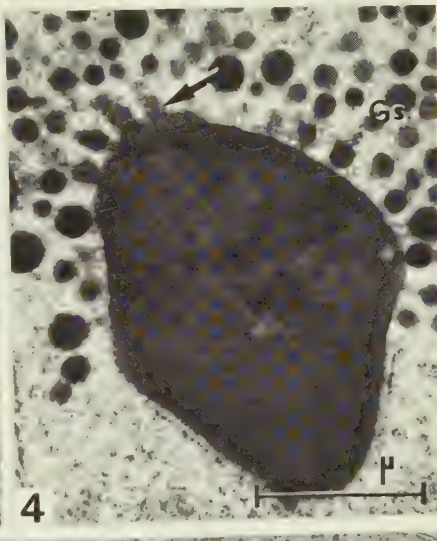
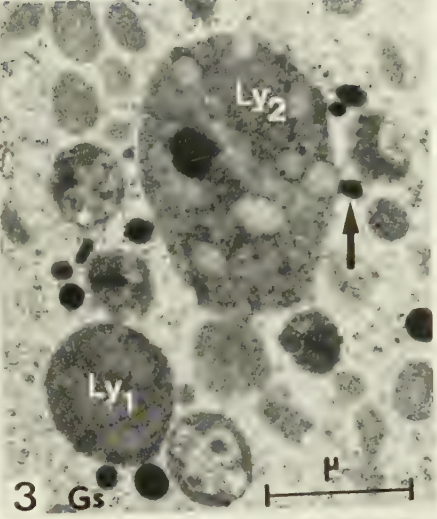
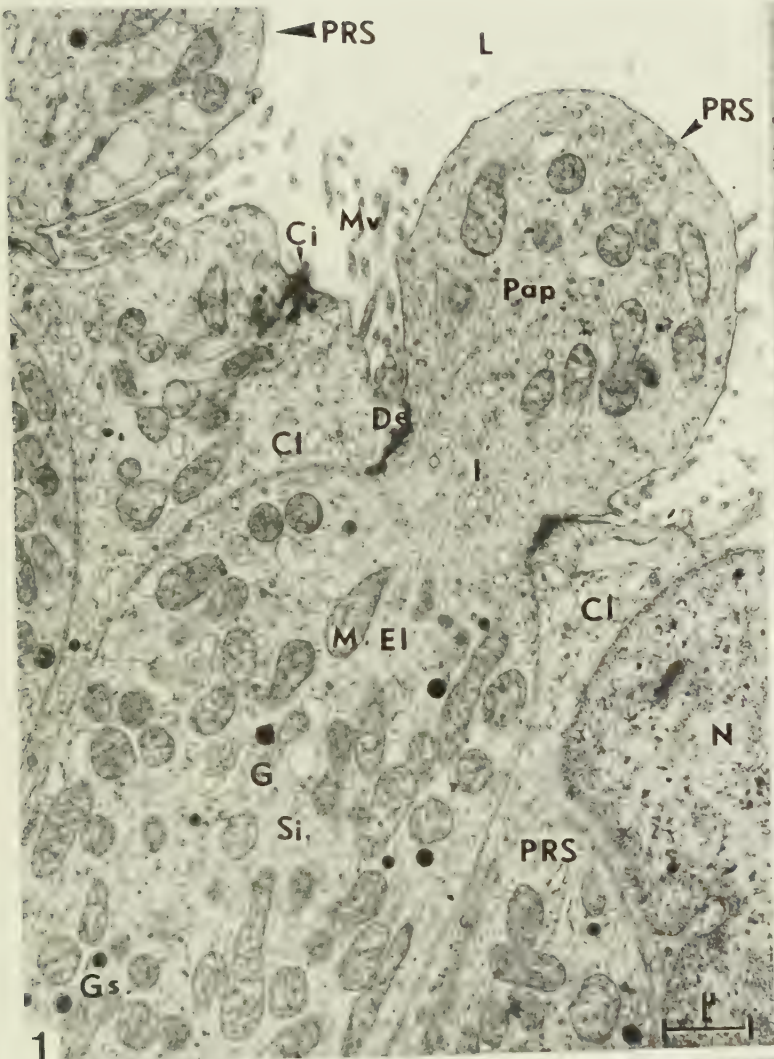
Fig. 4 - Lacerta muralis - Mâle adulte (L = 4,9 cm); 28 Mai (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 23 000).

De grosses inclusions très denses (région golgienne), dérivant des lysosomes et de nature vraisemblablement pigmentaire, sont assez rares et montrent également des contacts (flèche) avec les grains de sécrétion (Gs).

Fig. 5 - Lacerta muralis - Femelle adulte (L = 4,8 cm); 25 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 27 500).

Stade d'évolution supposé intermédiaire entre la fig. 3 et la fig. 4. Lysosome (Ly) de plusieurs microns à inclusions très denses pigmentaires.  
(CI : cellule "interstitielle"; Si : segment interne).









e) La région supranucléaire.

- . - Zone importante de stockage des grains de sécrétion, chez Lacerta viridis (Collin, 1967 c, d, 1968 c).
- . - Zone de stockage réduit des grains de sécrétion, zone de stockage de glycogène chez Lacerta muralis (Collin, 1967 c, d; 1968 b).

Il existe donc des différences selon l'espèce considérée : de telles observations présentent un grand intérêt pour l'interprétation des résultats histochimiques (CHAPITRE V).

- . Le stockage des grains de sécrétion (Pl. XXII, 1).

- Chez L. viridis, quelle que soit l'origine des animaux et le moment de leur sacrifice (Mars à Septembre), des formations rappelant un parabolôïde ne sont jamais enregistrées. Des particules  $\alpha$  ou  $\beta$  de glycogène ont été vues assez exceptionnellement. Par contre, des concentrations importantes de grains de sécrétion (Pl. XXII, 1) sont constantes et caractéristiques. Les grains forment parfois des plages importantes, sans autres organites (Pl. XXII, 1), ou bien ils sont mêlés à des saccules ergastoplasmiques et des polysomes.

- Chez L. muralis (Mars à Septembre), nous n'avons jamais rencontré de fortes concentrations de grains (Pl. XX, 1). Ces grains sont épars - ou bien encore plus ou moins groupés - dans une pellicule cytoplasmique supranucléaire. Par contre, dans la même région, l'ergastoplasme est bien développé et ses prolongements constituent des corps et "Nebenkerne" glycogéniques.

- . Les corps et "Nebenkerne" glycogéniques (Collin, 1968 b) : L. muralis.

Ces observations sont les premières à être réalisées, chez les Lacertiliens, parallèlement d'ailleurs à la mise en évidence de parabolôïdes dans l'oeil pariétal d'Anguis fragilis (Petit, 1968). Cependant, Eakin (1964) avait déjà remarqué, dans le 3<sup>e</sup> oeil de Sceloporus, une formation semblable au parabolôïde. Vivien et Roels (1967) et Vivien-Roels (1969) ont démontré l'existence d'un parabolôïde, dans les cellules pseudo-sensorielles de Pseudemys scripta elegans.

Au microscope optique, par des techniques de fixation et coloration variées (CHAPITRE I : démonstration du glycogène), des inclusions APS-positives disparaissent à la suite d'un prétraitement à l'amylase. Les mêmes préparations sont colorées à l'hématoxyline de Groat, pour une meilleure reconnaissance des types cellulaires. Ces inclusions sphériques ou ovoïdes apparaissent dans la région supranucléaire de cellules de type sensoriel, mais aussi dans quelques prolongements basaux. Elles montrent, après les enrobages à la paraffine, des images classiques "de fuite".

Au microscope électronique, les cellules de la lignée sensorielle (cellules "P" et PRS) possèdent des accumulations ou des empilements de saccules, dans les interstices desquels sont logées des particules denses. Ces associations apparaissent dans la région supranucléaire : elles se superposent aux réactions histochimiques positives pour la recherche du glycogène.

Dans l'étude des parabolôïdes des cellules "P" nous avons vu que les saccules ne présentaient pas de répartition particulière (Pl. XV, 2). Au contraire, dans les PRS, les corps glycogéniques (Pl. XXI, 1, 2, 3) se caractérisent par des empilements de saccules. Les particules de glycogène (200 à 350 Å) (Pl. XXI, 1 à 4) sont tout à fait comparables à celles de la forme élémentaire  $\beta$ , selon la nomenclature de Drochmans (1962). De telles particules qui forment rarement des agrégats  $\alpha$  (tout au moins dans les conditions de races étudiées) sont localisées dans les interstices délimités par deux saccules contigus (Pl. XXI, 1, 2, 3). Ces particules ne sont jamais situées à l'intérieur des saccules. Elles restent associées, en répartition régulière, aux saccules lisses, mais, contrairement aux ribosomes, ne sont jamais attachées aux membranes (Pl. XXI, 1, 2, 3). Pour les races locales de lézards, elles ne peuvent, par leur taille et leurs rapports membranaires, être confondues avec les ribosomes. C'est la même chose pour les races méridionales, bien que les particules

PLANCHE XIX.

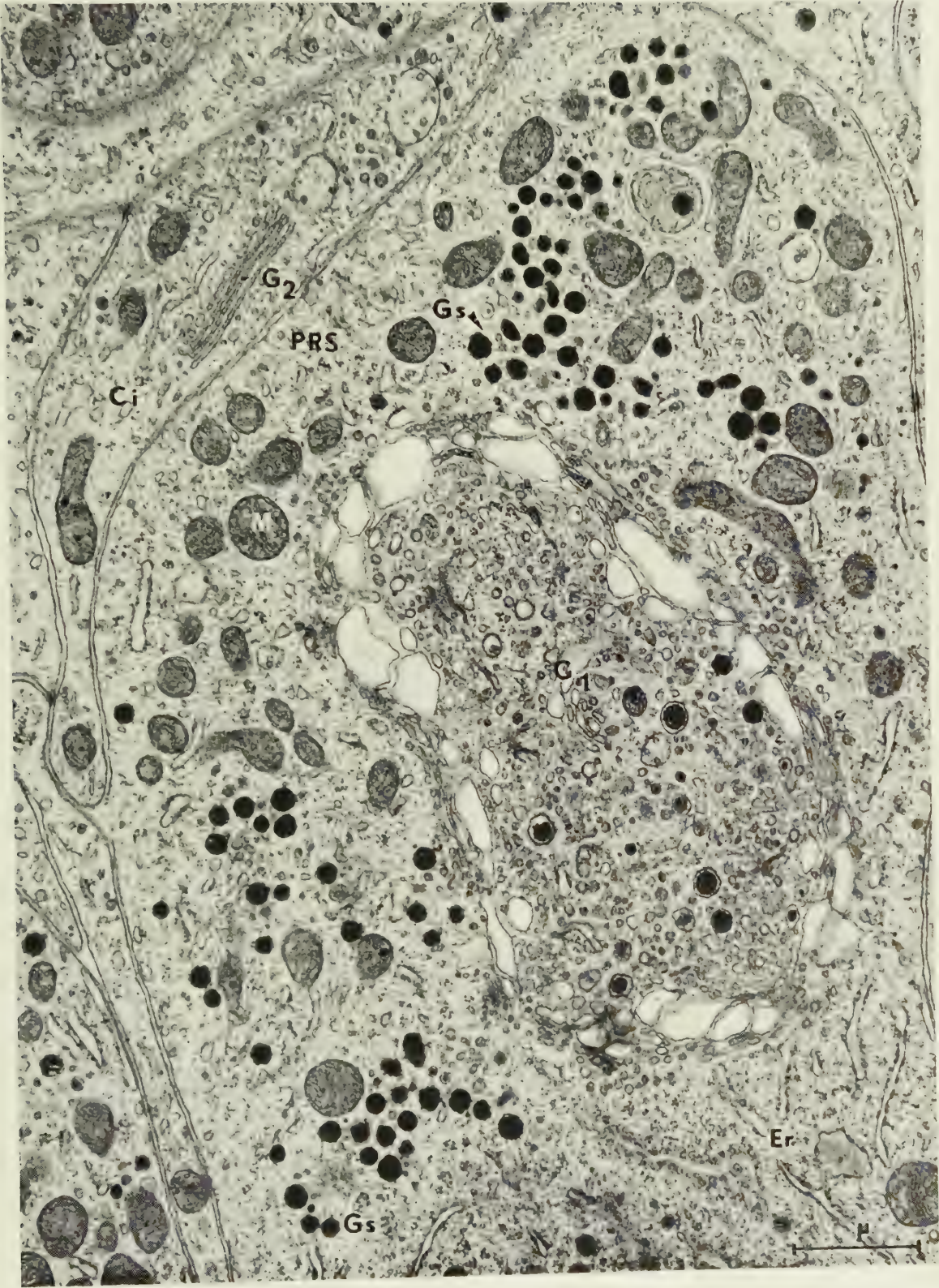
ZONE GOLGIENNE DES PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES  
ET DES CELLULES "INTERSTITIELLES" (LACERTA VIRIDIS).

Mâle adulte; 21 Avril (matin); Os-Palade.  
(X 21 000).

L'appareil de Golgi (G<sub>1</sub>), très développé dans un PRS, diffère par son extension de son homologue (G<sub>2</sub>) localisé dans une cellule "interstitielle" de type épendymaire (Ci). G<sub>1</sub>, constitué de plusieurs dictyosomes répartis en figure annulaire, est en phase d'hyperactivité sécrétoire (sacculs gonflés, genèse d'un important matériel vésiculaire). A côté de microvésicules à contenu clair, des vésicules, façonnées par les dictyosomes, contiennent un matériel plus ou moins dense, correspondant aux grains de sécrétion (Gs). Les différences de densité des vésicules (à l'intérieur de la couronne golgienne) sont vraisemblablement en rapport avec des degrés de condensation des produits de sécrétion.

G<sub>2</sub> paraît être constitué d'un unique dictyosome à 3 sacculs aplatis et à microvésicules rares, en rapport avec une activité discrète.  
(Er : ergastoplasme; M : mitochondrie).









$\beta$  apparaissent plus petites que celles des races locales. Les corps glycogéniques constituent donc des figures, bien organisées, dont le nombre et la longueur des saccules est variable (de 2 à 12 saccules; longueur maximum :  $4,5 \mu$ ). Existe-t-il une relation entre le développement des corps glycogéniques et les mécanismes de leur genèse ? Actuellement, il est délicat de se prononcer sur ce point.

Au niveau des corps glycogéniques, certains saccules se prolongent dans le hyaloplasme avoisinant où ils épousent la forme ergastoplasmique (Pl. XXI, 1, 2, 3) : les membranes sont bordées de ribosomes. Il arrive très fréquemment que les saccules constituent des figures concentriques aussi régulières que les "Nebenkerne" ergastoplasmiques. Cependant, les ribosomes disparaissent des membranes, sauf au niveau des membranes externes des saccules limitants. Il s'agit bien d'un véritable "Nebenkern" glycogénique (Collin, 1968 b) qui atteint un diamètre de  $4 \mu$  : les interstices, entre les membranes des saccules internes concentriques, contiennent des particules  $\beta$  de glycogène (Pl. XXI, 4).

Quant à l'origine des corps et "Nebenkerne" glycogéniques il est indéniable qu'ils font partie du système unique réticulo-ergastoplasmique, avec dégranulation ribosomale au niveau des empilements. Les prolongements des saccules ergastoplasmiques, bordés de ribosomes, en fournissent la preuve.

Enfin, ces formations sont retrouvées dans le pédicule basal, mais elles sont toujours réduites par rapport aux formations analogues supranucléaires. Elles seraient absentes non seulement chez Lacerta viridis, mais encore chez Anguis fragilis. Par contre elles existent dans les pédicules de Tarentola mauritanica (Pl. XXIV, 1).

La présence de paraboloides dans les cellules "P" n'est pas surprenante : depuis Carasso (1960) - rétine de Batracien - ces formations ont été retrouvées de nombreuses fois dans les photorécepteurs d'yeux latéraux. Le glycogène apparaît comme une forme d'énergie nécessaire à la photoréception et à la neurotransmission. Cependant, la présence de corps et "Nebenkerne" glycogéniques dans les PRS conduit à une autre interprétation.

Le glycogène, forme habituelle de stockage du glucose, représente une réserve d'énergie rapidement mobilisable. Mais, par le fait qu'il est présent dans des photorécepteurs rudimentaires sécrétoires - pour lesquels une activité sensorielle ne trouve pas de support cytologique -, il est impensable que cette forme d'énergie soit nécessaire à la fonction sensorielle. Le glycogène semblerait plutôt être utilisé pour les synthèses, la sécrétion et son stockage. Cette conception s'inspire quelque peu des résultats de Krass et Labella (1966) qui, en étudiant le glucose marqué ( $C^{14}$ ) de la glande pinéale des Mammifères, considèrent :

"The relatively high C-1/C-6 ratios found for pineal tissue are indicative of an operative hexosemonophosphate pathway, which we have previously suggested to be correlated with hormone secretion and / or storage. The present findings provide biochemical support for the hypothesis that the pineal body has an endocrine function in mammals".

Il n'y a pas de contradiction apparente entre les espèces qui contiennent des formations glycogéniques et peu de grains de sécrétion (Tarentola) et celles, caractérisées par un important stockage de grains de sécrétion (L. viridis) et l'absence de corps glycogénique. Selon les espèces, l'aptitude à mobiliser le glycogène est plus ou moins poussée.

En conclusion, la présence de glycogène stocké ne surprend pas dans un organe, ayant conservé des caractères sensoriels rudimentaires et plus précisément engagé dans une fonction sécrétoire. Malgré les rapports entre les membranes lisses et les particules polysaccharidiques, les mécanismes de la synthèse de cette forme d'énergie restent hypothétiques.

### 3 - Le corps cellulaire (Pl. XX, 1; Pl. XXIII).

C'est souvent la région la plus renflée de la cellule. Le noyau, à contours réguliers, est limité par l'enveloppe à double feuillet, perforée de pores. Le nucléole (1 ou 2 par noyau) se présente sous forme d'inclusion dense, finement granuleuse (L. viridis). Chez L. muralis, un anneau périphérique est plus dense que la région centrale. La chromatine apparaît avec un aspect réticulaire.



PLANCHE XX.

PRS DE LACERTA.

Fig. 1 - Lacerta muralis - Mâle adulte (L = 5,8 cm); 30 Mai (après-midi); Os-Ph.  
(X 5 500).

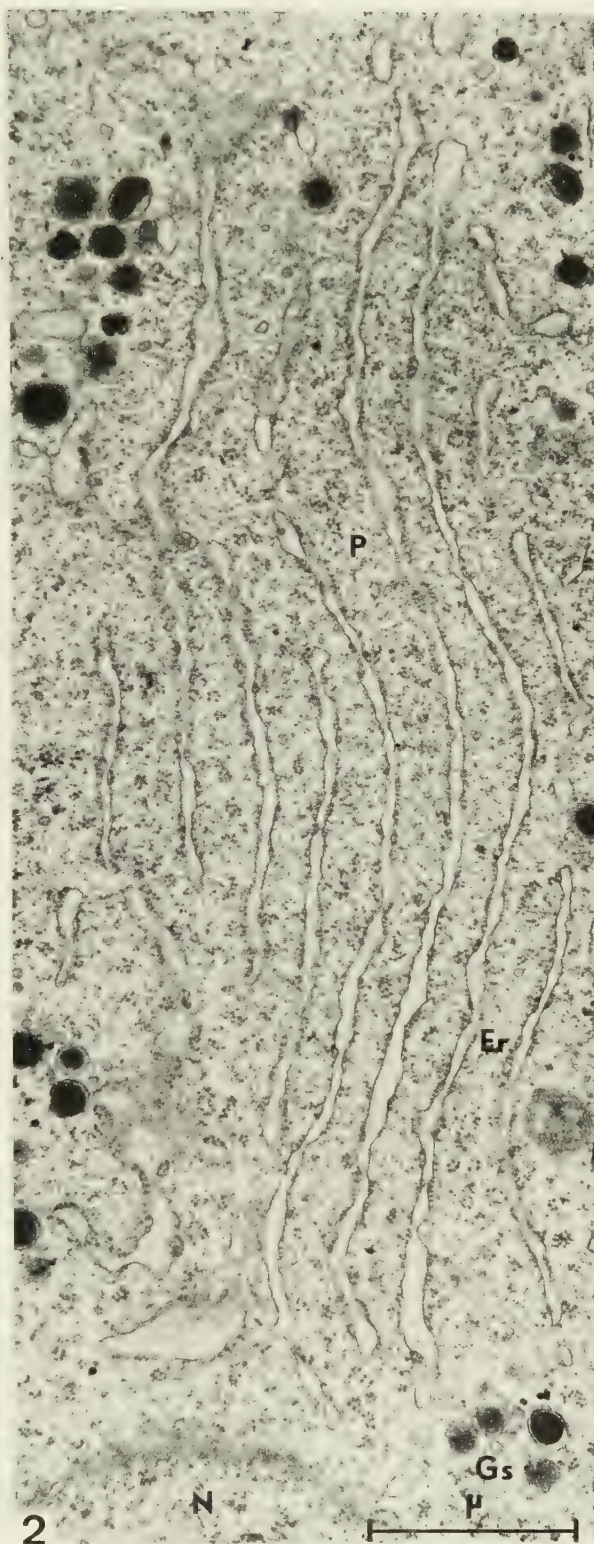
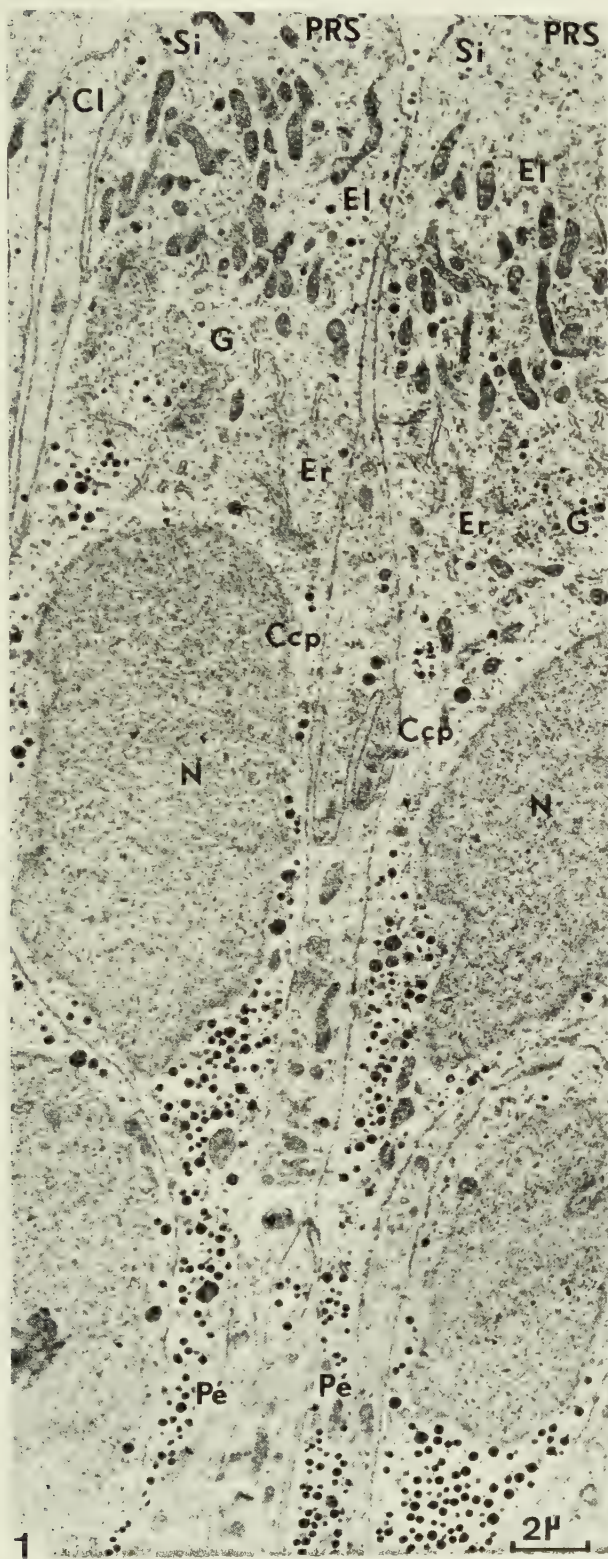
L'obtention de coupes totales longitudinales de cellules de type photorécepteur est extrêmement délicate. Ici, cependant, deux PRS montrent de façon irréfutable leurs principaux constituants :

Segment interne (Si) avec ellipsoïde (El), appareil de Golgi (G) et ergastoplasme (Er); corps cellulaire (Ccp) avec noyau (N), pédicule basal asynaptique (Pé) avec un stockage important de grains de sécrétion.

(CI : cellule "interstitielle").

Fig. 2 - Lacerta viridis - Mâle adulte; 20 Avril (après-midi); Os-Palade.  
(X 28 000).

Dans le myoïde d'un PRS, les appareils de synthèse protéique sont très bien développés. Les polysomes (P) sont nombreux, les saccules ergastoplasmiques (Er) sont longs et bordés de ribosomes. Observer encore des grains de sécrétion (Gs) et le noyau (N).







Autour du noyau, le hyaloplasme est réparti en une mince couche. Il est parsemé de saccules ergastoplasmiques, de polysomes, de vésicules lisses et de mitochondries. C'est le lieu de transit des grains de sécrétion, puisque de tels grains - façonnés au niveau de l'appareil de Golgi du segment interne - se retrouvent, en abondance, dans la zone sous-nucléaire et le pédicule basal.

#### 4 - Le pédicule basal (Pl. XX, 1; Pl. XXII, 2).

Comme d'ailleurs le corps cellulaire, il n'a pu être que récemment démontré (Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968). Il existe des divergences entre nos résultats et ceux de Wartenberg et Baumgarten (1968). Oksche et Kirschstein (1968) ne parviennent pas, malgré l'étude de nombreux Lacertiliens, à raccorder des prolongements à grains denses, avec des cellules de la lignée sensorielle. L'étude du pédicule synaptique de Lampetra planeri a permis de juger de son importance fonctionnelle. Chez Lacerta il est possible de saisir comment s'établissent la régression synaptique et les rapports avec les espaces périvasculaires.

En effet, trois caractères importants sont démontrés :

- absence de synapses typiques avec les cellules nerveuses d'Ariëns Kappers (Collin, 1967 c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968).
- concentration des grains de sécrétion (Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968).
- contacts entre le pédicule basal et la membrane basale (Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968).

L'exploration systématique des régions médianes et distales épiphysaires n'a jamais permis d'identifier de rubans synaptiques dans les prolongements basaux des PRS. Les observations, cependant moins nombreuses de la région proximale, sont du même ordre. D'ailleurs, la présence de rubans n'engage pas, pour autant, celle de synapses (CHAPITRE IV). Ces faits fournissent, en relation avec le segment externe rudimentaire, des arguments importants qui concernent la régression de la zone plexiforme ou synaptique et, en conséquence, la perte de la fonction sensorielle, pour les cellules de la série sensorielle du type PRS.

Les grains de sécrétion s'accumulent, en abondance, dans le pédicule basal des photorécepteurs (Pl. XX, 1; Pl. XXII, 2; Pl. XXIII). Contrairement à celles d'autres Sauropsidés, des vésicules claires de 500 Å de diamètre moyen (microvésicules de type Vp) sont très rares. Elles rappellent morphologiquement les vésicules synaptiques, mais ne peuvent être considérées comme telles, tant que des petites accumulations, à proximité des membranes d'autres types cellulaires, ne seront pas observées. La planche XXII, 2 montre de telles vésicules de type Vp. Leur nature et fonction possibles sont discutées au CHAPITRE V. Dans le cytoplasme du prolongement basal, les mitochondries sont éparses, parfois absentes. L'ergastoplasme y est rare, de même que des polysomes, des microfilaments (en faisceaux réduits). Rappelons la présence de rares corps glycogéniques chez L. muralis.

Les contacts entre le pédicule et la membrane basale constituent un fait, physiologiquement important. Bien que Wartenberg et Baumgarten (1968) soient en désaccord, les clichés publiés antérieurement (Collin, 1967 c, fig. 2; 1967 d, fig. 1; Collin et Ariëns Kappers, 1968, figs. 3, 6, 7, 8) ou dans ce travail (Pl. XXII, 2; Pl. XXIII) apportent des preuves irréfutables. Les pédicules basaux sont moins dilatés chez Lacerta viridis que chez L. muralis (appréciation qui s'appuie sur un grand nombre d'individus).

Enfin, l'appartenance à des PRS d'un prolongement riche en grains de sécrétion ne peut en aucun cas être controversée (Oksche et Kirschstein, 1968) puisqu'il nous a été permis d'obtenir des sections passant à la fois par le segment interne, le corps cellulaire et le pédicule basal d'une même cellule (Pl. XX, 1). Il se trouve ainsi démontré, chez un Sauropsidé (voir aussi Collin, 1967 a, b chez l'Oiseau), que le prolongement basal d'une cellule de type photorécepteur entre en contact direct avec les espaces périvasculaires. Il existe donc bien une polarité vasculaire des PRS. Chez Lampetra, des contacts directs entre le pédicule

PLANCHE XXI.

CORPS ET "NEBENKERNE" GLYCOGENIQUES DANS LES PRS DE LACERTA MURALIS.

Fig. 1 - Mâle adulte (L = 5,8 cm); 30 Mai (matin); Os-Ph.  
(X 30 000).

La région supranucléaire du myoïde (My), avec des saccules ergastoplasmiques (Er) allongés, présente un hyaloplasme riche en polysomes avec, à gauche, un corps glycogénique (Cg) et, à droite, un lysosome (Ly). Le corps glycogénique, réduit ici, est constitué d'un empilement de saccules ergastoplasmiques. Les membranes des saccules sont bordées de ribosomes sur les faces externes du corps glycogénique. Par contre, les faces internes à l'organite sont lisses. De plus, dans les interstices des parois de deux saccules contigus, les particules  $\beta$  de glycogène (Gl) sont libres et non accolées aux membranes (contrairement aux grains de Palade).

Fig. 2 - Même lézard que celui de la fig. 1.  
(X 25 000).

Les relations, entre l'ergastoplasme granuleux (Er) et le corps glycogénique (Cg), sont très évidentes. Les saccules empilés des corps glycogéniques représentent les prolongements des saccules ergastoplasmiques. Pour les particules  $\beta$  de glycogène (Gl) et les ribosomes, mêmes remarques que précédemment. Les polysomes (P) sont abondants dans le hyaloplasme.

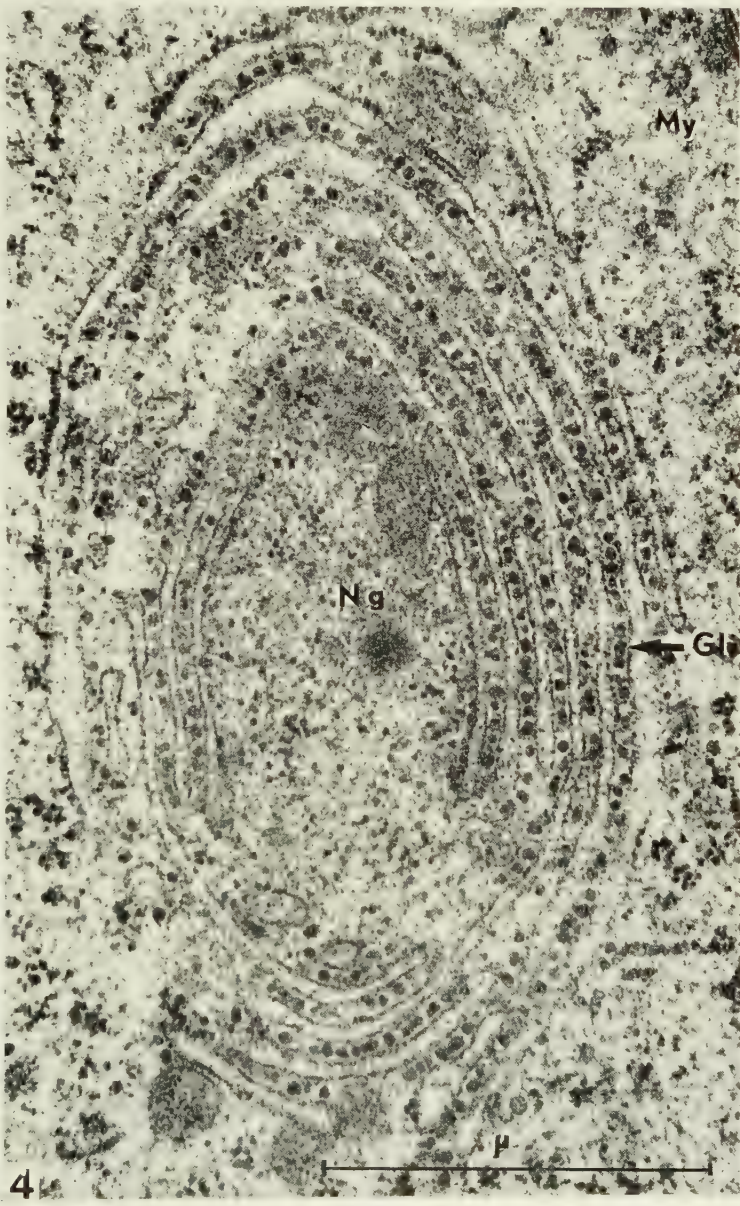
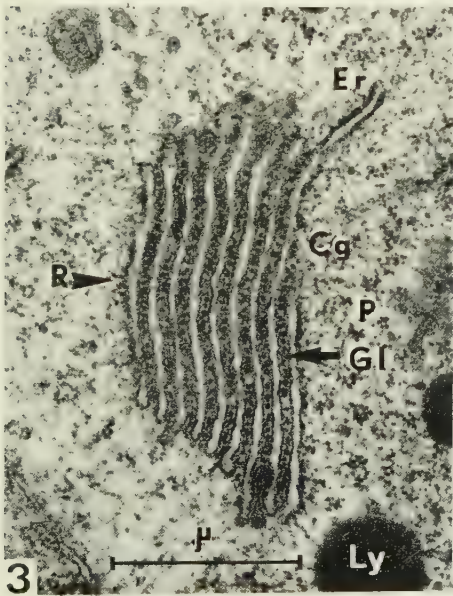
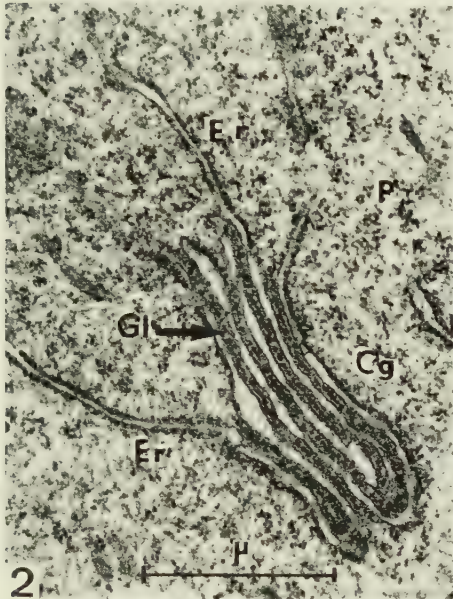
Fig. 3 - Mêmes remarques qu'aux figs. 1 et 2. Ici le corps glycogénique est plus développé.  
(X 25 000).

(Cg : corps glycogénique; Er : ergastoplasme; Gl : glycogène; Ly : lysosome; P : polysome; R : ribosomes).

Fig. 4 - Adulte (L = 6 cm); 30 Mai (matin); Os-Ph.  
(X 51 600).

Les saccules des corps glycogéniques constituent des figures concentriques rappelant les "Nebenkerne" ergastoplasmiques. Néanmoins, la disparition des ribosomes sur les saccules internes et le remplissage des interstices, entre saccules, par des particules  $\beta$  de glycogène (Gl) (voir fig. 1), a conduit à appeler ces organites "Nebenkerne" glycogéniques (Ng). Ici, il s'agit d'un "nebenkern" de taille moyenne; ce type est le plus fréquemment rencontré mais il en existe de plus développés. La région centrale, que remplit le hyaloplasme, est riche en polysomes.  
(My : myoïde).









des photorécepteurs et la membrane basale de la cupule sensorielle pinéale ne sont pas observés. Cependant, Meiniel (1969 b) les signale pour l'organe parapinéal de Lampetra, qui montre par ailleurs des signes de régression sensorielle. En relation avec la régression graduée des éléments sensoriels, il faut, dès maintenant, envisager d'établir, pour l'épiphyse de certains Anamniotes, un caractère qui ne semble pas être exclusivement reptilien.

L'activité sécrétoire (CHAPITRE V) étant importante chez les Reptiles, les rapports pédicule-membrane basale ne surprennent pas. Ils correspondent à une adaptation fonctionnelle. L'ensemble des observations, se rapportant au pédicule, suggère que le pédicule synaptique et vraisemblablement excrétoire de Lampetra planeri, devient strictement, avec le PRS de Lacerta, un pédicule de stockage et d'excrétion. Wartenberg et Baumgarten (1968) pensent que les produits élaborés par les "pinéalocytes" doivent automatiquement traverser les cellules de soutien, pour pénétrer dans les espaces périvasculaires. Les preuves ultra-structurales, apportées ici, réfutent cette conception. En effet, il ne faut pas oublier que le matériel cellulaire est sujet à des changements de forme sur le vivant : en ce sens, les images statiques sont trompeuses. Les PRS de Lacerta ont vraisemblablement la possibilité de mettre, ou non, leur pédicule en contact avec la membrane basale. Dans un cas exceptionnel s'observe un contact avec la lumière épiphysaire. Au cours des phases de sécrétion et de stockage, le pédicule n'entre peut-être pas automatiquement en contact avec la membrane basale. Il peut ne s'appliquer à elle qu'en phase d'excrétion, dont les mécanismes pourraient être contrôlés par les fibres nerveuses afférentes catécholaminergiques (CHAPITRE VI). Il faudra rechercher s'il n'existe pas un cycle, par exemple nyctéméral, des contacts pédicule-membrane basale. Il semble ainsi, chez Lacerta, que le pédicule s'adapte à une situation qui sera encore plus systématique chez les Oiseaux.

En conclusion, le pédicule asynaptique des PRS montre une polarité vasculaire chez les Lacertiliens. Ce fait existe vraisemblablement chez d'autres Anamniotes (autres que Lampetra planeri pour l'organe parapinéal). Le concept de pédicule synaptique s'efface peu à peu pour être remplacé par celui de pédicule asynaptique, vraisemblablement excrétoire. La régression synaptique ontogénétique, annoncée par Kelly (1965) chez l'Urodèle Taricha pourrait représenter une étape involutive intermédiaire entre Lampetra et Lacerta.

## E - PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES SECRETOIRES

### CHEZ D'AUTRES LACERTILIENS : TARENTOLA, ANGUIS, CHALCIDES.

Une étude détaillée de ces espèces ne sera pas abordée ici. Les photorécepteurs rudimentaires (Collin, 1967 c, d) présentent des caractères "sensoriels" très voisins de ceux de Lacerta. Une régression sensorielle est plus particulièrement nette chez Tarentola. Chez Anguis fragilis, nombre de segments externes sont rudimentaires (Collin, 1967 c; Oksche et Kirschstein, 1968; Petit, 1969). Des articles typiques à disques sont rares (Oksche et Kirschstein, 1968; Collin, 1968 a; Petit, 1969).

Chez ces trois espèces, l'appareil de Golgi ne montre pas de signes aussi évidents d'une activité sécrétoire que celui de Lacerta. Les images de dictyosomès, établissant la genèse de grains de sécrétion, sont rares. Les dictyosomes ne sont jamais aussi développés que ceux de Lacerta (Collin, 1967 c; Petit, 1969). Seuls, les pédicules asynaptiques ont été rencontrés; mais, avec Anguis, l'existence de rares pédicules synaptiques est probable : elle se rapporterait aux cellules nanties encore d'un segment externe bien différencié (voir aussi Petit, 1969). Une activité sensorielle - de toute façon résiduelle - chez Anguis reste probable. Avec Tarentola, nous sommes encore très sceptique. Les grains de sécrétion sont toujours rares ou absents dans les prolongements des PRS (Collin, 1967 c, d; Oksche et Kirschstein, 1968; Petit, 1968, 1969). Chez Tarentola, des microfilaments (Pl. XXIV, 1, 2, 3) constituent des figures tourbillonnaires dans les pédicules, comparables à celles mises en évidence par Vivien (1964 a) dans les pinéalocytes de Tropidonotus. Dans ces mêmes prolon-

PLANCHE XXII.

STOCKAGE DE LA SECRETION DANS LES PRS EPIPHYSAIRES DE LACERTA.

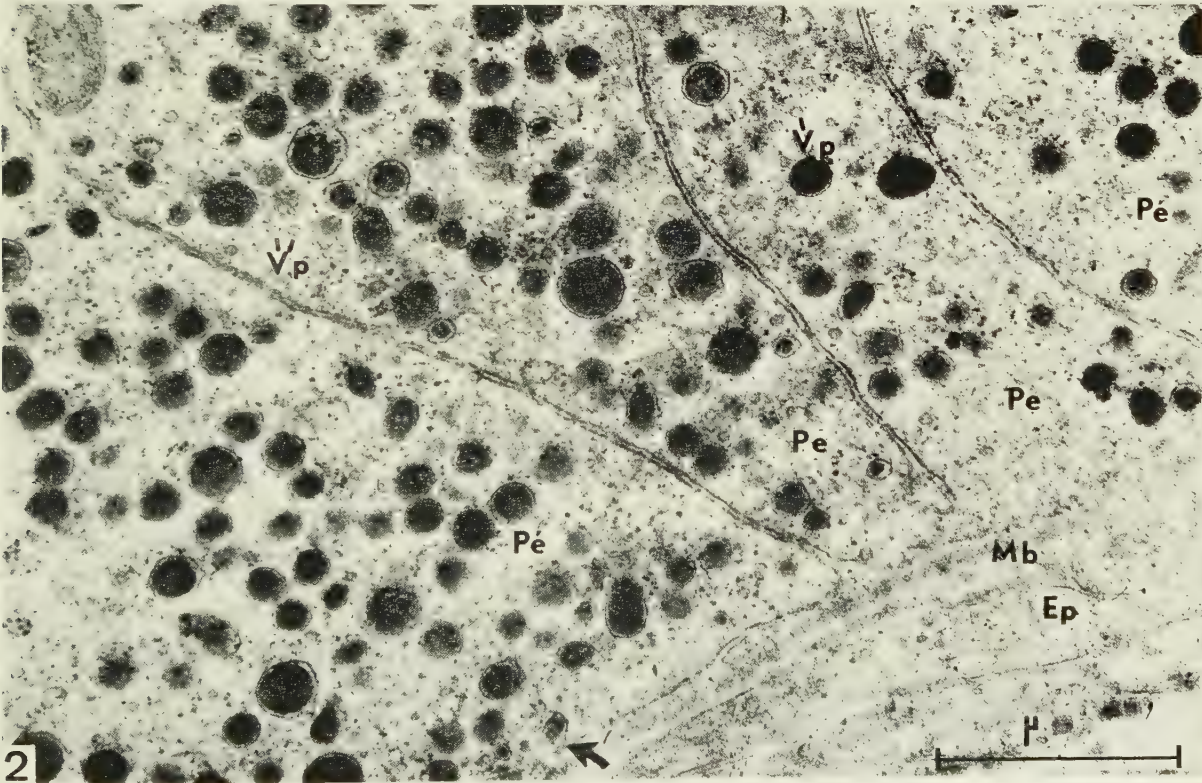
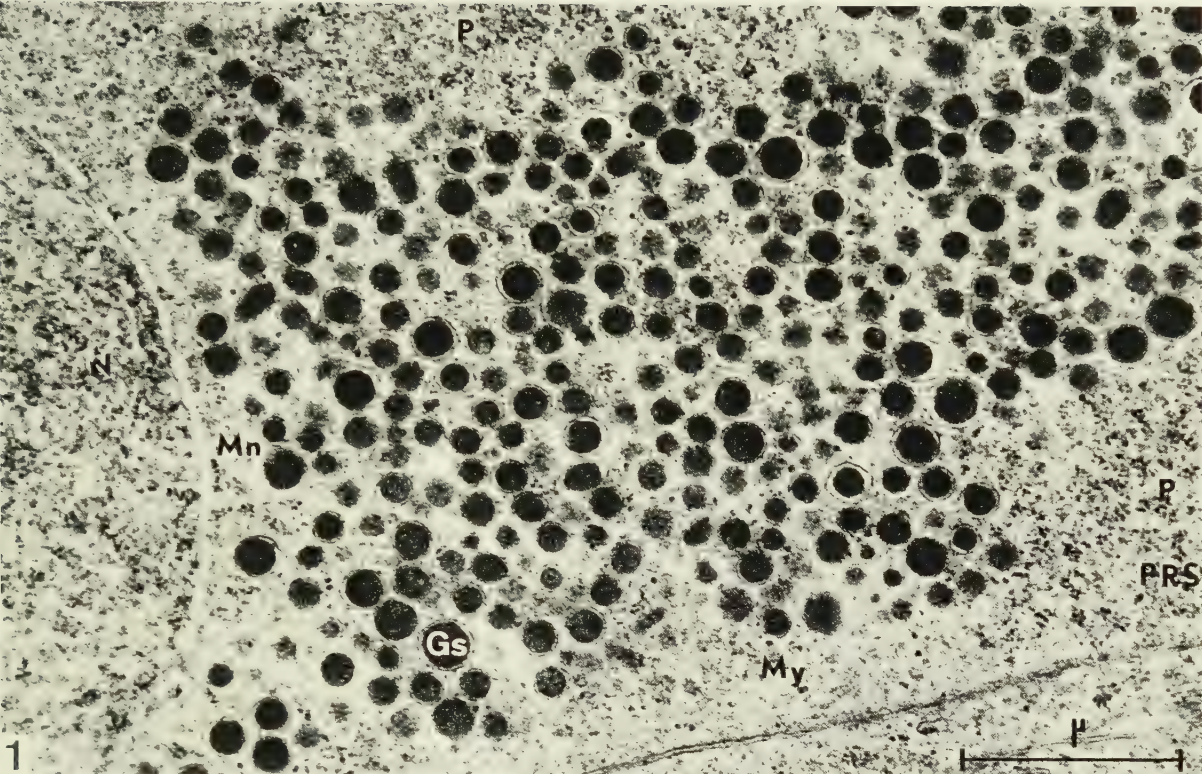
Fig. 1 - Lacerta viridis - Mâle adulte : 15 Juin (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 29 500).

Dans la région supranucléaire (N : noyau; Mn : enveloppe nucléaire) du myoïde (My), les PRS stockent très fréquemment les grains de sécrétion (Gs). De plus, les polysomes (P) sont nombreux.

Fig. 2 - Lacerta muralis - Femelle adulte (L = 4,8 cm); 25 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 32 500).

Quatre pédicules basaux asynaptiques (Pé) de PRS sont contigus. Chargés de grains de sécrétion, ils s'appliquent contre la membrane basale (Mb). La polarité vasculaire est indiscutable. Une flèche indique le contact d'un grain de sécrétion avec la membrane basale. Les vésicules de type Vp sont rares.  
(Ep : espace périvasculaire).









gements, nous trouvons encore des vésicules claires de la taille des grains de sécrétion, des vésicules (Vp - Pl, XXIV, 1, 2, 3) identiques morphologiquement aux vésicules de type 1 de Petit (1969), ou des vésicules Vp de l'Oiseau (Collin, 1969 c). Aussi bien chez Anguis que chez Tarentola (Pl. XXIV, 1, 2, 3), l'importance du stockage des grains de sécrétion n'a rien de comparable à celle de l'organe pinéal de Lacerta (Collin, 1967 c, d), mais est très voisine de celle des photorécepteurs de l'organe pariétal de Lacerta muralis (observations préliminaires). Enfin, une distinction nette entre cellules "P" et "PRS" est très délicate. Sur ce point, nous rejoignons les observations de Petit (1969), chez Anguis.

## F - PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES DU CHELONIEN TERRESTRE : TESTUDO HERMANNI.

Les recherches, chez les Chéloniens, ont été entreprises récemment en microscopie électronique. Malgré l'observation de différents types cellulaires, Vivien (1964 b) mentionne n'avoir "trouvé aucune structure caractéristique d'une fonction sensorielle". Dans des travaux plus anciens (Scattizzi, 1933; Grignon et Grignon, 1962, 1963), avait été signalée, chez les Chéloniens, la présence de cellules de type sensoriel. Oksche et Kirschstein (1966 a, b) annoncent très brièvement ne pas avoir vu d'éléments récepteurs différenciés chez Pseudemys callirostris ni de segments externes chez Clemmys leprosa.

A la suite d'observations personnelles, chez Anas, Pica et Lacerta (1966, 1967), il était raisonnable de considérer l'existence de photorécepteurs rudimentaires dans l'épiphyse de Chélonien. Parallèlement, Vivien et Roels (1967) reconsidèrent la Tortue aquatique Pseudemys scripta elegans et prouvent l'existence de photorécepteurs rudimentaires possédant, à la fois, des caractères voisins et différents de ceux établis pour Anas, Pica et Lacerta.

Si Testudo hermanni présente des analogies morphologiques avec Pseudemys scripta elegans, il existe cependant certaines divergences entre les interprétations de Lutz et Collin (1967) et celles de Vivien et Roels (1967, 1968) et Vivien-Roels (1969).

Les recherches sur les photorécepteurs rudimentaires ont été poursuivies chez des individus en hibernation (CHAPITRE I). L'analyse n'a porté que sur les régions moyennes et distales épiphysaires. Rien, d'après les observations optiques, n'indique des différences morphologiques pour les "potorécepteurs" de la région proximale. Les quatre parties fondamentales des photorécepteurs sont mises en évidence.

### 1 - Le segment externe (Fig. 7).

Vivien et Roels (1967) mentionnent que, chez Pseudemys, le segment externe est très "frustre" et représenté par un segment connectif. Ces observations sont ultérieurement complétées par Vivien-Roels (1969) qui signale "des formations lamellaires quelquefois constituées de disques assez régulièrement empilés, présentant le plus souvent un aspect irrégulier et fragmentaire où l'on reconnaît encore quelques associations lamellaires". Chez Testudo hermanni, l'article externe se présente différemment. De rares disques n'ont jamais pu être observés.

Comme chez les Sauropsidés, le segment externe rudimentaire dérive du centre organisateur (2 centrioles) situé à l'apex du segment interne. Il est en relation avec le centriole axial, par l'intermédiaire du segment connectif présentant la structure habituelle des doublets:  $9 + 0$ . D'une longueur de  $3 \mu$  (pour les sections les plus favorables), il montre très régulièrement des vésicules claires de taille variée, chargées parfois d'un matériel plus ou moins dense. Des corps très denses et de petits systèmes concentriques de membranes les caractérisent encore. L'ensemble de ces caractères est significatif d'une régression sensorielle et nous permet de conclure que le segment externe ne représente qu'un reliquat sensoriel.

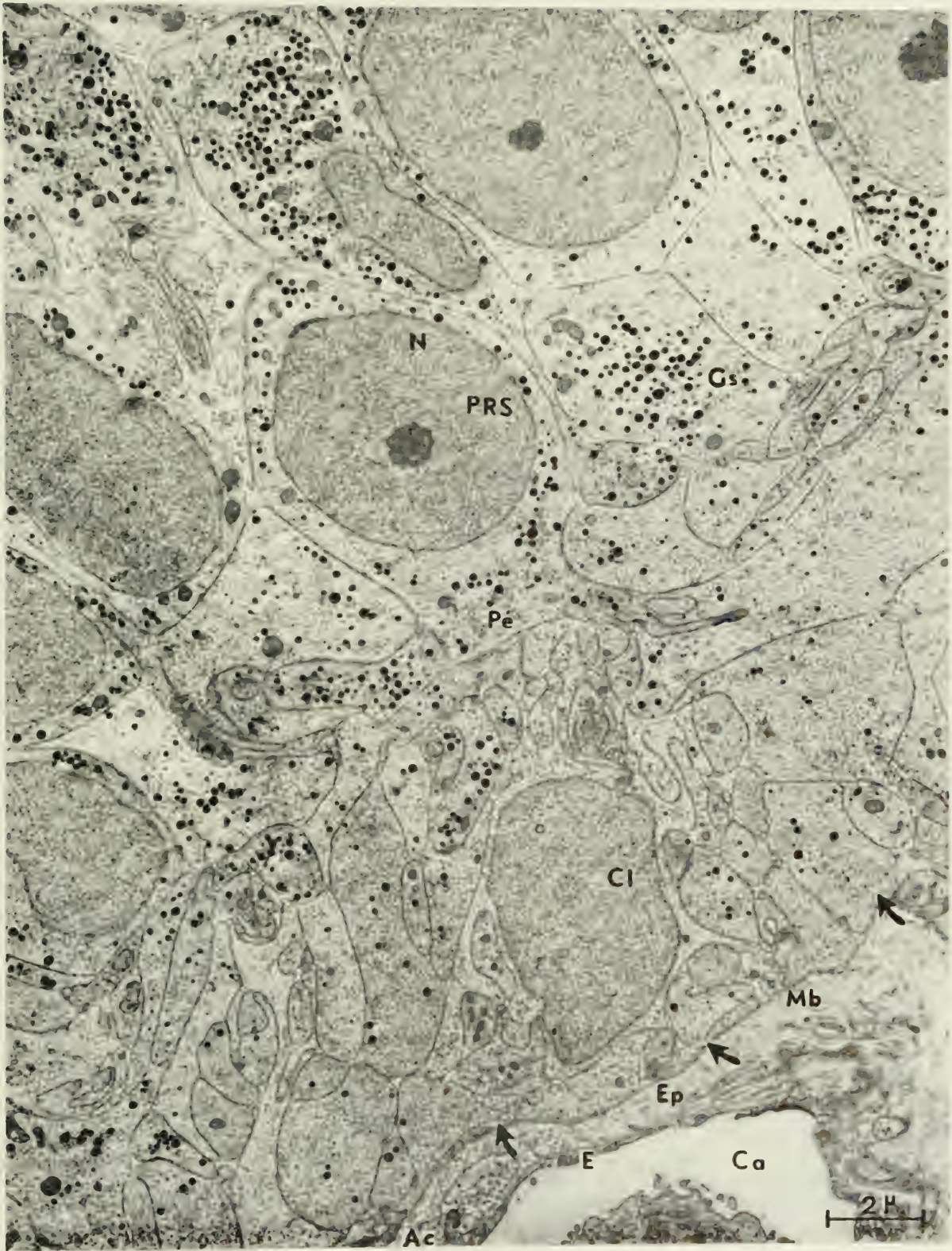


PLANCHE XXIII.

REGION BASALE DE L'EPITHELIUM EPIPHYSAIRE DE LACERTA VIRIDIS.

Mâle adulte; 11 Juin (soir); Os-Ph.  
(X 8 500).

L'épithélium, avec les corps cellulaires de PRS et des cellules "interstitielles" (CI), est limité par la membrane basale (Mb), séparée de l'endothélium (E) d'un capillaire (Ca) par un espace périvasculaire (Ep) contenant une afférence catécholaminergique (Ac). Les corps cellulaires des PRS et des cellules "interstitielles" (CI) montrent la complexité des relations, existant entre ces deux types cellulaires (nombreuses intrications). Le PRS (indiqué PRS sur la figure) possède un pédicule basal à deux prolongements. Les pédicules des PRS contiennent des quantités variables de grains de sécrétion. Certains prolongements (indiqués par une flèche) reposent directement sur la membrane basale ou bien sont en contact avec des petites lacunes, en relation avec la membrane basale. La polarité vasculaire des prolongements des PRS est évidente, mais aucune synapse n'est à signaler. (N : noyau de PRS; Gs : grain de sécrétion).







2 - Le segment interne (Fig. 7).

a) Massue apicale et ellipsoïde distal.

De tous les Sauropsidés que nous avons étudiés jusqu'à ce jour, aucun Reptile ou Oiseau n'a montré une massue aussi développée. Son extension, dans certains cas, est du même ordre que celle du prolongement apical de Lampetra planeri. Mais, le plus souvent, elle est intermédiaire entre Lampetra et Lacerta. Le nombre important des photorécepteurs rudimentaires (alternant régulièrement avec les cellules "interstitielles" de type épéndymaire) et le développement des massues font que, contrairement à Lampetra, ces prolongements apicaux entrent en contact. Au niveau de l'apex de deux PR contigus, jusqu'à cinq zonules d'adhésion sont répartis en série. Les centrioles (9 triplets) apicaux donnent naissance à des racines striées périodiquement, généralement très longues (détectées en microscopie optique par la méthode de Bodian : Collin et Lutz, 1967; Vivien-Roels, 1969), s'enfonçant en profondeur dans l'ellipsoïde. L'ellipsoïde occupe à la fois le prolongement apical et la région du segment interne, située au-dessous de l'isthme. La concentration des mitochondries est plus particulièrement importante dans la massue. Quelques particularités affectent ces organites. Les crêtes sont souvent remplacées par des ampoules assez dilatées. Dans certains PR, en fixation osmiée, elles montrent une matrice soit claire, soit dense. Certaines (et plus particulièrement celles qui sont bien développées en longueur) s'accrochent régulièrement, mais les feuillettes externes ne fusionnent pas. D'autres sont intimement appliquées aux racines à striation périodique. Dans le hyaloplasme de l'ellipsoïde, un matériel vésiculaire lisse est parfois abondant. A noter encore des inclusions lipidiques qui pourraient se rapporter aux inclusions phospholipidiques de Grignon et Grignon (1962, 1963). Aucun indice ne rappelle une transformation mitochondriale en gouttelettes lipidiques.

b) L'isthme (Fig. 7).

La liaison entre cette zone apicale et la région supranucléaire du segment interne est garantie par un isthme très grêle, circonscrit par des desmosomes assurant les contacts avec les cellules "interstitielles". Le contenu hyaloplasmique est presque toujours exclusivement fourni en microtubules orientés selon l'axe cellulaire.

c) Ellipsoïde proximal et myoïde (Fig. 7).

La concentration mitochondriale de l'ellipsoïde demeure moins élevée que dans la massue et il n'existe pas de limite bien tranchée avec le myoïde, lui-même bien pourvu en mitochondries.

Le myoïde, avec l'appareil de Golgi et l'ergastoplasme, est différent de celui de Lacerta.

L'appareil de Golgi, constitué de dictyosomes isolés, ne montre pas les figures annulaires des photorécepteurs rudimentaires de Pica et Lacerta ou encore de Pseudemys (Vivien-Roels, 1969). Si certains dictyosomes présentent l'aspect classique, d'autres au contraire montrent des saccules clairs gonflés à aspect vacuolaire (peut-être en rapport avec la période d'éveil de 48 h qui a précédé la mort des animaux). L'observation de nombreux complexes golgiens ne nous a pas permis de déceler la genèse de grains de sécrétion (Lutz et Collin, 1967), contrairement aux Lacertiliens et aux Oiseaux. A ce propos, Vivien-Roels (1969) note qu'au cours de certaines périodes "la zone golgienne n'offre pas de signes d'activité et que les saccules très aplatis sont étroitement accolés". A d'autres périodes, Vivien et Roels (1967), Vivien-Roels (1969) observent la genèse de grains de sécrétion à partir des dictyosomes.

Des grains denses, à aspects morphologiques comparables aux grains de sécrétion de Lampetra ou Anguis, Tarentola ou Pica n'ont été vus qu'exceptionnellement sur notre matériel : ils se trouvent dans la région supranucléaire (1 à 3 grains par coupe). Dans le pédicule basal, ils ne sont jamais observés.

Cependant, chez Testudo hermanni, Ariëns Kappers et coll. (communication person-

PLANCHE XXIV.

PEDICULES BASAUX DES PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES DE TARENTOLA MAURITANICA.

Fig. 1 - Adulte; 20 Mars (matin); Os-Ph.  
(X 24 000).

Dans les pédicules basaux asynaptiques (Pé) : vésicules de type Vp, microfilaments, corps glycogéniques (Cg) concentriques ou "Nebenkerne" glycogéniques réduits.

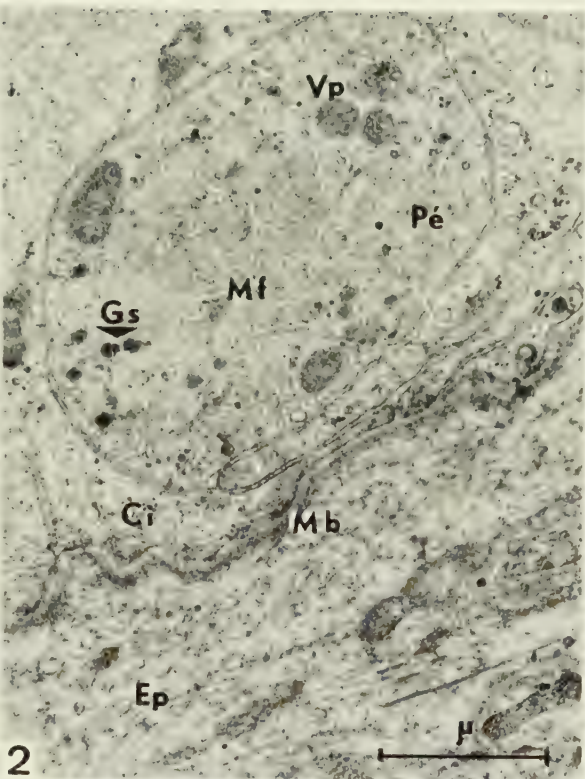
Fig. 2 - Mâle adulte; 27 Juin (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 23 000).

Un pédicule basal (Pé) d'un PRS (à vésicule Vp, à microfilaments (Mf)), contient de rares grains de sécrétion (Gs). Le pédicule qui, sur d'autres clichés, atteint la membrane basale (Mb), est ici enveloppé, de toutes parts, par des cellules "interstitielles" (Ci).  
(Ep : espace péricapillaire).

Fig. 3 - Le même que fig. 1.  
(X 26 000).

Le pédicule (Pé) montre l'importance des faisceaux de microfilaments (Mf) qui rappellent tout à fait les figures tourbillonnaires des pinéalocytes de Tropidonotus natrix (Vivien 1964 a). Aucun grain de sécrétion n'est visible.  
(M : mitochondrie; Vp : vésicules de type Vp).









nelle : 1969) ont trouvé une activité sécrétoire au niveau des photorécepteurs rudimentaires. Leurs animaux, étudiés en hiver, sont soumis à un éclairage de 6 heures par jour. Vu les conditions différentes d'observation, il n'existe pas de contradictions entre leurs résultats et les nôtres. Ceci incite donc, comme l'ont déjà proposé Vivien et Roels (1967), Lutz et Collin (1967), à rechercher l'existence d'un cycle saisonnier de l'activité sécrétoire des PRS épiphysaires.

Quant à l'ergastoplasme juxtanucléaire et aux polysomes, leur développement n'a rien de comparable à celui de Lacerta. Les saccules sont relativement rares, courts et pauvres en grains de Palade. Il n'a été démontré aucune différenciation qui puisse rappeler un paraboloïde (comme chez Pseudemys : Vivien et Roels, 1967; Vivien-Roels, 1969).

Dans le myoïde, des corps multivésiculaires et des lysosomes, à structure homogène ou hétérogène, sont nombreux. Vivien-Roels (1969) a montré une activité phosphatasique acide, semblable à celle de Lacerta, au niveau de ces organites. La réaction est également positive dans l'appareil de Golgi.

Des rassemblements d'inclusions lipidiques, associés à un "ciment" en particules et limités par une membrane unitaire, demeurent actuellement énigmatiques.

### 3 - Le corps cellulaire (Fig. 7).

Dilaté par rapport au pédicule basal, il représente en fait le prolongement du segment interne, sans augmentation appréciable de volume. Ceci est dû à la forme du noyau qui est constamment allongé et ovoïde et contraste, de ce fait, avec les noyaux des cellules "interstitielles", plus ramassés et plus denses. Le nucléole occupe une position excentrique ou centrale et, dans le nucléoplasme, la chromatine est diffuse. L'enveloppe nucléaire ne présente pas de particularités notables et les pores sont rares. Des expansions cytoplasmiques "intranucléaires" ne sont jamais très marquées. Le cytoplasme constitue une mince couche périnucléaire, pauvre en organites cellulaires.

### 4 - Le pédicule basal (Fig. 7).

D'aspect grêle, pincé par le corps cellulaire des cellules "interstitielles", il présente (Lutz et Collin, 1967) comme chez Lacerta, Pica et Pseudemys (Vivien-Roels, 1969) des contacts avec la membrane basale. Des rapports avec des éléments nerveux efférents, permettant de définir des synapses, ne sont pas vus dans les régions moyenne et distale épiphysaire (Collin et Lutz, 1967). Vivien-Roels (1969) signale un tel fait chez Pseudemys. Exceptionnellement, un ruban circonscrit par des vésicules se rencontre à proximité de la limite basale. Dans le prolongement basal, les organites sont pauvrement représentés : rares filaments, mitochondries et microvésicules de type Vp.

## G - DISCUSSION.

Nous envisagerons ici exclusivement la fonction sensorielle de l'organe pinéal des Lacertiliens et des Chéloniens.

L'ensemble de nos recherches conduit à définir l'existence d'au moins deux types cellulaires se rapportant à la série sensorielle. La classification proposée peut paraître schématique. Il est évident, qu'au fur et à mesure des recherches ultérieures, se présenteront des stades intermédiaires (comme ils ont déjà été évoqués : Collin 1968 b; Petit, 1969) mais il semble que les types cellulaires sensoriels appartiendront, de toute façon, à deux grands groupes, établis à partir des données cytologiques et électrophysiologiques :

- Des photorécepteurs typiques, auxquels peuvent se rapporter les cellules "P" de Lacerta muralis. Une activité sécrétoire, non démontrée définitivement, ne sera cependant

FIGURE 7.

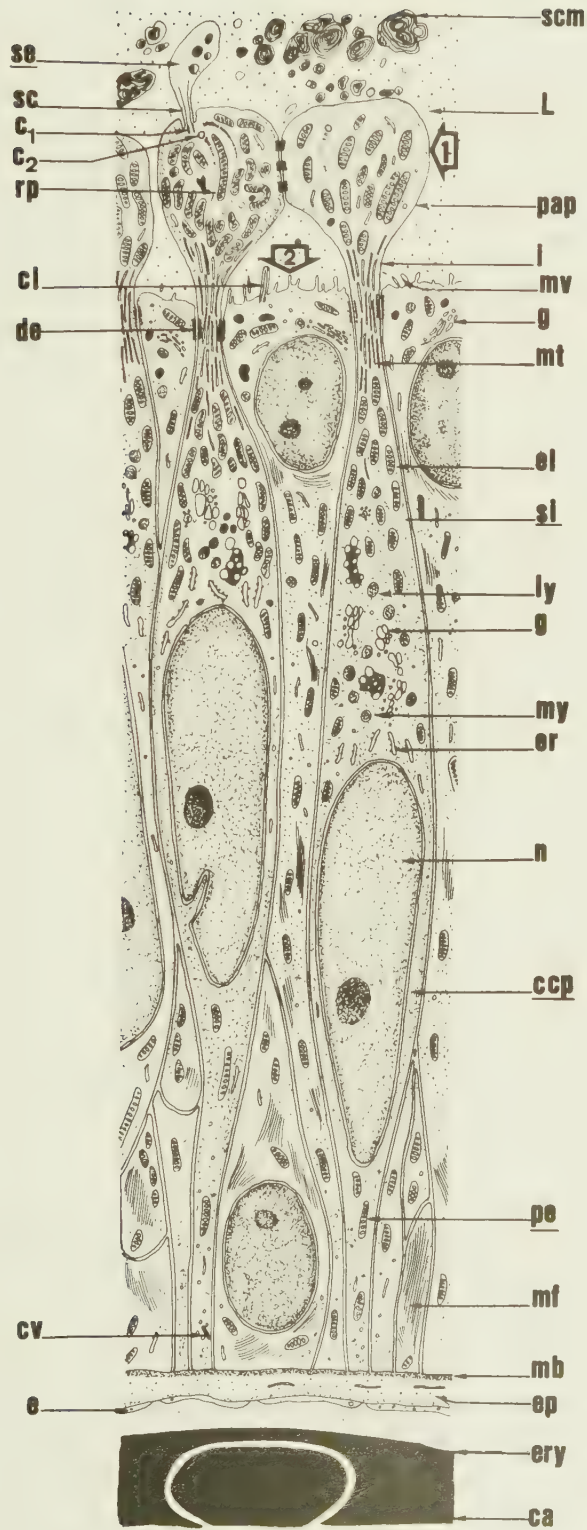
TYPES CELLULAIRES DE LA REGION MOYENNE ET DISTALE DE L'ORGANE PINEAL DE  
TESTUDO HERMANNI.

(d'après Lutz et Collin, 1967).

1/ Photorécepteur rudimentaire. 2/ Cellule "interstitielle" de type épendymaire.

Ca : capillaire; C<sub>1</sub> : centriole axial; C<sub>2</sub> : centriole oblique; Ci : cil; Ccp : corps cellulaire de photorécepteur rudimentaire; De : desmosome; E : endothélium; El : ellipsoïde; Ep : espace péricapillaire; Er : ergastoplasme; Ery : erythrocyte; L : lumière; Ly : lysosome; Mb : membrane basale; Mf : microfilaments; Mt : microtubules; Mv : microvillosités; My : myoïde; N : novau; Pe : pédicule basal; Pap : prolongement apical; Rev : ruban circonscrit par des vésicules; Rp : racine à striation périodique; Sc : segment connectif; Sem : système concentrique de membranes; Se : segment externe; Si : segment interne.





pas écartée. Il s'agit peut-être de PS (?).

- Des photorécepteurs rudimentaires sécrétoires (= PRS) pour lesquels les caractères cytologiques suggèrent une perte de la fonction sensorielle.

Dans un travail antérieur (Collin, 1968 b), la possibilité d'une activité sensorielle chez Lacerta muralis fut envisagée. Il était cependant difficile de se prononcer définitivement. L'énergie rayonnante peut-elle ou non atteindre l'organe ? Ici, comme chez les Anoures, l'épiphyse a une position intracrânienne. L'enquête bibliographique chez les Reptiles ne permet pas de savoir si la lumière peut atteindre le cerveau. Un tel problème avait déjà été évoqué, en 1963, au Congrès d'Amsterdam (Ariëns Kappers et Schadé, 1965), à propos de l'épiphyse des Mammifères. On rapportera un commentaire de Wurtman fait à propos du travail de Wolfe (1965) : "Two authors ... in California ... implanted photoelectric cells deep within the dural space of sheep ... and it was subsequently shown that, when they were exposed to normal daylight or night, a significantly different amount of light penetrated the skull and activated the photoelectric device". L'épiphyse intracrânienne des Anoures a montré des caractères sensoriels (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963, 1965; Eakin et coll., 1963; Kelly et Smith, 1964; Dodt et Heerd, 1962; Dodt et Jacobson, 1963; Dodt, 1964 a, b; Dodt et Morita, 1964; Morita et Dodt, 1965). Il en est de même pour des Vertébrés plus primitifs comme les Poissons. La situation intermédiaire des Reptiles, laisse à penser que l'énergie rayonnante pénètre à travers l'ossature pariétale et les méninges puis atteint l'organe pinéal. Selon Nowikoff (1907), cité par Young (1935), il existe des mouvements de pigments dans les cellules épiphysaires qui dépendent de la lumière environnante : ce fait renforce encore l'idée qu'une certaine quantité d'énergie rayonnante peut atteindre l'organe pinéal des Lézards.

Les photorécepteurs ou cellules "P" de Lacerta muralis présentent des caractères typiques : segment externe à disques bien différenciés, ellipsoïde, myoïde, parabolioïde, pédicule basal à caractères synaptiques. Cependant, pour définir d'authentiques synapses il faudra encore remplir les conditions requises pour Lampetra : ici, ne sont pas encore démontrées les différenciations synaptiques autres que les rubans et les vésicules (voir CHAPITRE IV). Il faut, d'ailleurs, faire remarquer que, pour les Poissons et plusieurs Batraciens, le problème des synapses en est au même point.

Le nombre des cellules "P" est nettement moins élevé que celui des PRS, mais il est impossible dans l'immédiat de rendre compte du rapport exact : Photorécepteurs. Ce

#### PRS

problème est d'autant plus difficile à résoudre que nous soupçonnons des variations d'un individu à l'autre.

Le concept de PRS est pleinement justifié chez Lacerta. La rudimentation bipolaire (segment externe et pédicule basal) est évidente. Mais ce type cellulaire conserve l'architecture générale des photorécepteurs : segment externe (rudimentaire), ellipsoïde, myoïde, corps glycogéniques facultatifs (équivalents des parabolioïdes), pédicule basal (asynaptique). Les contacts du pédicule basal avec la limitante basale sont importants sur le plan de l'activité sécrétoire (CHAPITRE V). Les PRS, qui constituent la majorité des cellules de type sensoriel, permettent d'établir un des aspects de la régression sensorielle de l'épiphyse.

L'explication à donner à cette forme de rudimentation est délicate. On doit se demander si elle est génétiquement acquise, ou bien encore si le potentiel sensoriel ne peut s'exprimer à cause d'une énergie rayonnante insuffisante (voir aussi Meiniel, 1969 a pour l'organe parapinéal de Lampetra). Petit (1968), avec deux Orvets, apporte des preuves d'une dégradation des segments externes des photorécepteurs de l'œil pariétal, lorsque les animaux sont soumis à l'obscurité pendant 6 jours. Il n'est pas impossible que les régions distales de l'organe pinéal intracrânien reçoivent suffisamment d'énergie rayonnante (en rapport avec l'existence de microrétines inverses), alors que les régions moyennes et proximales sont plus difficilement atteintes, ce qui expliquerait les caractères rudimentaires plus systématiques. C'est ainsi qu'apparaît la notion de seuil d'excitation. Une intervention expérimentale consistant à remplacer une partie de l'ossature pariétale par un volet transparent devrait permettre de saisir si la rudimentation est, ou non, définitivement acquise.

Quant aux segments externes de type irrégulier (à rapporter aux cellules "P"), il est difficile, actuellement, d'apprécier leur sensibilité à l'énergie rayonnante. Toutes les formes de transition paraissent possibles.

Dans l'état actuel de nos recherches, chez Lacerta muralis, nous considérerons l'existence d'une activité sensorielle. Pour cela, il faut bien sûr admettre que les photopigments labiles, présumés contenus dans les strates protéiques des disques, sont présents et actifs. Néanmoins, par rapport à Lampetra (organe pinéal), cette fonction photoréceptrice mérite d'être considérée comme résiduelle, à cause de la réduction numérique des cellules de type "P". En ce sens, les Lacertiliens constituent un groupe de transition très intéressant : le remplacement progressif des cellules "P" par les PRS explique la régression graduée de l'activité photoréceptrice.

Avec Lacerta muralis, nous saisissons, pour la première fois, chez un Vertébré la notion de lignée sensorielle. Ce fait a échappé à d'autres auteurs, mais était déjà soupçonné dans les données préliminaires d'Ariëns Kappers (1966). Wartenberg et Baumgarten (1968), Petit (1969) considèrent exclusivement l'existence de "pinéalocytes". Le terme de pinéalocyte, réservé habituellement aux Ophidiens ou aux Mammifères, a dans le contexte phylétique un autre sens : il représente, pour nous, actuellement la phase dernière ou avant dernière (disparition des pinéalocytes ?) de l'involution sensorielle. L'existence de pinéalocytes authentiques n'est pas encore démontrée de façon sûre chez les Lacertiliens et les Chéloniens. Ils ne peuvent cependant être mis en doute puisqu'ils représentent l'apanage des Ophidiens.

Quant à Lacerta viridis, les seuls critères actuels au niveau de cellules de type sensoriel, pouvant suggérer une activité photoréceptrice, sont à rapporter à des segments externes irréguliers, rares. Aucun ruban de type synaptique n'a pu être observé mais la présence de rares synapses (Collin, 1967 c) ne peut être réfutée. Il semblerait cependant que, chez cette espèce, la fonction sensorielle soit plus atténuée que chez L. muralis. De la même façon une activité photoréceptrice résiduelle est peut-être (?) persistante. Chez Tarentola mauritanica, se rencontrent exclusivement des photorécepteurs rudimentaires et il faut être très sceptique en ce qui concerne la photosensibilité de l'organe.

La Tortue d'Hermann, dans les conditions hivernales d'observation, ne montre aucun segment externe à disques suggérant une bonne photoréception au cours de la période estivale. Il n'en demeure pas moins vrai que certaines cellules de type sensoriel pourraient être aptes, pendant la bonne saison, à différencier des segments externes à disques (Vivien et Roels, 1967) et à se placer en connexion synaptique avec les cellules ganglionnaires. Dans ce cas hypothétique, une activité sensorielle résiduelle mérite d'être envisagée.

Les différents types cellulaires de la lignée sensorielle, déterminés à l'aide du microscope électronique, doivent être maintenant testés par les méthodes électrophysiologiques. On est actuellement dépourvu de toutes données de ce genre (Oksche et Kirschstein, 1968; Collin, 1968 b; Petit, 1969) tant chez les Lacertiliens que chez les Chéloniens. A la suite de cette discussion il semble raisonnable de penser que de telles recherches apporteront des résultats positifs en ce qui concerne Lacerta et Anguis. Mais ces investigations rendront difficilement compte de l'aspect résiduel de l'activité photoréceptrice : il faudrait pour cela évaluer le potentiel sensoriel, cellule par cellule.

Il est certain que les Lacertiliens et les Chéloniens constituent une étape importante dans la phylogénie de l'organe pinéal. Les PRS marquent le virage de la perte de la fonction sensorielle. Si nous ne sommes pas parvenu à démontrer des photorécepteurs typiques chez un Chélonien (voir aussi Vivien, 1964; Vivien et Roels, 1967, 1968; Vivien-Roels, 1969), la possibilité de leur existence ne sera aucunement exclue. En ce qui nous concerne, les conditions hivernales d'étude ont été, sans aucun doute, défavorables.



### III - RUDIMENTATION DES PHOTORECEPTEURS ET REGRESSION DE LA FONCTION SENSORIELLE CHEZ L'OISEAU (Fig. 8).

#### A - GENERALITES.

Au CHAPITRE II, apparaissait le problème de l'existence de cellules sensorielles soulevé par Quay et Renzoni (1963). Mais les études préliminaires d'Oksche et Vaupel-von Harnack (1965 a, 1965 b, 1966), chez la Poule, le Moineau, le Canard et le Pigeon, s'opposent aux résultats obtenus par Quay et Renzoni (1963) chez les Passereaux. La présence de photorécepteurs typiques ne peut être démontrée et les auteurs allemands (1965 b) pensent qu'il faut attendre les résultats de l'électrophysiologie pour pouvoir se prononcer. Certaines cellules rappellent, par leur concentration mitochondriale, les cellules sensorielles des Anoures. L'observation de systèmes concentriques de membranes, dans la lumière épiphysaire, ne trouve pas d'interprétation définitive.

Les études parallèles à Oksche et Vaupel-von Harnack ont conduit, grâce à Pica pica, à montrer l'existence de photorécepteurs rudimentaires (Collin, 1966 b, c; 1967 b, c; 1969 c), nantis de segments externes rudimentaires (Collin, 1966 b).

Le choix de la Pie, comme matériel d'étude, est justifié comme suit. L'examen préliminaire de plusieurs espèces nous avait fait découvrir des grains denses, dont l'étude était plus particulièrement favorable chez Pica. Par leur origine golgienne, au niveau des cellules de type sensoriel, ces grains nous ont conduit à penser qu'ils pouvaient représenter la sécrétion épiphysaire (Collin, 1967 b, c; 1969 c). Enfin, les Corvidés se classent parmi les Oiseaux généralement considérés comme évolués.

De même, certaines étapes du développement embryonnaire ont été suivies avec intérêt. De jeunes Pies, prélevées au nid, atteignant un poids de 100 à 200 gr environ - les specimens les plus lourds étant prêts à quitter le nid - retiendront, tout d'abord, notre attention.

Des photorécepteurs atypiques ou rudimentaires sont repérés au microscope optique (CHAPITRE II). Essentiellement par leur prolongement apical, ils rappellent les hypodermocytes de Romieu et Jullien (1942 a, b, c), et Jullien (1942) chez le Poulet. Les études ultrastructurales permettent de démontrer des caractères typiques de photorécepteur. Néanmoins, les pôles photorécepteur et neurotransmetteur sont très modifiés.

#### B - LES PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES SECRETOIRES DE PICA PICA.

##### 1 - Le segment externe (Pl. XXV à Pl. XXVII).

Malgré un grand nombre d'épiphyses explorées, aucun segment externe à disques régulièrement empilés n'a pu être rencontré. Ceci confirme les observations optiques (CHAPITRE II).

Les projections hyaloplasmiques, limitées par la membrane plasmique, en forme de massue allongée (Pl. XXV, 1; Pl. XXVII, 1), constituent les segments externes (7 à 8  $\mu$  pour les sections les plus favorables). Ces articles sont situés soit dans le prolongement direct de l'axe cellulaire ou bien ils reposent contre les cellules voisines. La membrane plasmique ne montre aucune invagination, susceptible de rappeler un disque.

a) Le centre organisateur.

Régulièrement rencontré dans le prolongement apical du segment interne, le centre organisateur (Pl. XXV, 1, 2; Pl. XXVII, 1) se présente comme chez Lampetra ou Lacerta avec deux centrioles d'aspect morphologique tout à fait normal ( $C_1$  = distal ou axial;  $C_2$  = proximal ou oblique). Quelle que soit l'espèce d'Oiseau envisagée,  $C_1$  et  $C_2$  se présentent avec leurs neuf triplets classiques (Pl. XXV, 2).

Comme dans les autres groupes,  $C_1$  est à l'origine des neuf doublets qui pénètrent dans un segment connectif de calibre non modifié (Pl. XXV, 3) pour se terminer, ensuite, plus ou moins loin, dans la massue ciliaire. Mais les neuf doublets, soit dans le segment connectif, soit dans la zone proximale du segment externe, perdent la symétrie d'ordre 9. Les figures 3, 4, 5 de la Planche XXV sont, à ce sujet, significatives. Sur la figure 3, les doublets sont répartis selon une formule inhabituelle  $8 + 1$  (voir aussi Lacerta). En fait, il faut considérer ici que le doublet central représente le 9ème doublet périphérique qui a émigré. C'est un cas particulier de section du type  $9 + 0$ . A la figure 4 (Pl. XXV), les neuf doublets ont pénétré dans le segment externe pour occuper une région hyaloplasmique centrale circonscrite par des vésicules à contenu pratiquement clair. La perte de la symétrie d'ordre 9 est encore à remarquer. Une situation voisine existe à la figure 5 (Pl. XXV), mais le hyaloplasme est dépourvu d'organites cellulaires.

$C_1$ , comme  $C_2$  émettent, dans le cytoplasme du segment interne, des racines à striation périodique (Pl. XXV, 1). Chez Vanellus, chaque triplet centriolaire est en relation avec une telle racine : l'ensemble des triplets et des racines constitue des figures très régulières. Il est fréquent, chez Pica, de noter un regroupement en paquets des racines à striation périodique.

b) Le segment externe, proprement dit, pourvoit régulièrement le segment interne. Contrairement au poussin de Coturnix coturnix japonica (25 jours après la naissance), le hyaloplasme se trouve assez fréquemment dépourvu d'organites cellulaires. Lorsque de tels organites sont présents, il s'agit d'un matériel moins diversifié que chez Lacerta. Ce sont toujours des vésicules de taille variable, de forme ovoïde ou sphérique à contenu clair jusqu'à dense (Pl. XXV, 1). Chez Coturnix, on note, de plus, des corps multivésiculaires (Pl. XXVI, 2). Chez Pica, la différenciation d'un matériel sacculaire, rappelant des disques, n'attire pas l'attention. Il existe parfois, dans la lumière des follicules, des systèmes concentriques de membranes qu'il n'est pas possible d'assimiler à des disques (Fig. 8; Collin, 1966 b : fig. 1). De plus, avec Coturnix, des systèmes concentriques de membranes, incorporés au segment externe, sont différents des disques. Des contacts avec la membrane plasmique, rappelant les cônes, n'ont jamais pu être observés.

2 - Le segment interne.

Comme chez Lacerta ou Testudo, ces différentes régions se maintiennent : prolongement apical, isthme, ellipsoïde et myoïde.

a) Le prolongement apical.

Bien que faisant saillie dans la lumière des follicules ou lobules épiphysaires, son expansion n'atteint pas celle de Testudo mais reste comparable à celle de Lacerta (Pl. XXVII, 1, 2, 3).

Il existe un certain nombre de différences de détail avec les Reptiles. La limite cellulaire présente, en direction de la cavité des follicules, des projections cytoplasmiques très régulières à rattacher aux microvillosités (Fig. 8). Bien que peu nombreuses, comparativement à celles de la bordure en brosse intestinale, elles présentent une ultrastructure qui n'a pu être définie pour d'autres cellules de type sensoriel. En effet, elles constituent des baguettes élancées (1 200 Å de diamètre) : la membrane plasmique enveloppe un hyaloplasme contenant des microfilaments qui se prolongent dans la massue apicale pour constituer une sorte de racine. L'ensemble est très caractéristique des microvillosités de l'épithélium intes-

FIGURE 8.

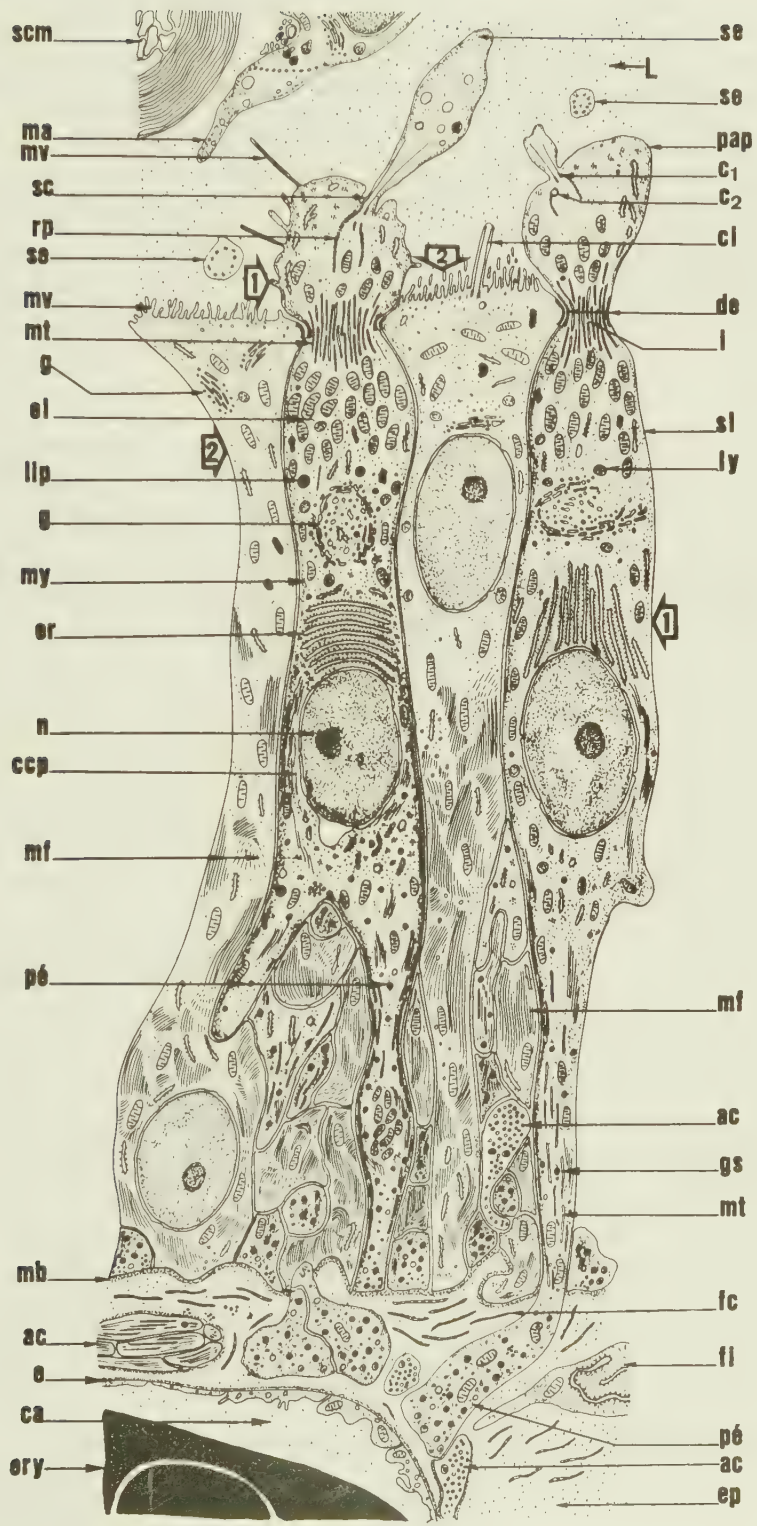
TYPES CELLULAIRES DE L'EPITHELIUM FOLLICULAIRE DE PICA PICA.

(d'après Collin 1966 b et 1967 b pour les photorécepteurs rudimentaires et les cellules "interstitielles" de type épendymaire; 1967 b, 1968 a, 1969 c pour les espaces péricapillaires).

1/ Photorécepteur rudimentaire. 2/ Cellule "interstitielle" de type épendymaire.

Ac : afférence catécholaminergique; C<sub>1</sub> : centriole axial; C<sub>2</sub> : centriole oblique; Ca : capillaire; Ccp : corps cellulaire de photorécepteur; Ci : cil; De : desmosome; E : endothélium; El : ellipsoïde; Ep : espace péricapillaire; Er : ergastoplasme; Ery : erythrocyte; Fc : fibre collagène; Fi : fibrocyte; G : appareil de Golgi; Gs : grains de sécrétion; I : isthme; Lip : lipide; Ly : lysosome; Ma : macrophage; Mb : membrane basale; Mf : microfilaments; Mt : microtubules; Mv : microvillosités; My : myoïde; N : noyau; Pe : pédicule basal asynaptique; Pap : prolongement apical de segment interne; Rp : racine à striation périodique; Sc : segment connectif; Scm : système concentrique de membranes; Se : segment externe; Si : segment interne.







tinal dont nous avons, antérieurement (Joyon et Collin, 1962), contribué à montrer l'originalité. La participation de tels éléments et de microvillosités plus banales (sans armature interne), à des phénomènes d'absorption, reste probable. De même, la présence de quelques vésicules de pinocytose est significative d'échanges avec la lumière folliculaire.

A côté du centre organisateur et de ses racines, le hyaloplasme est très riche en organites cellulaires. A l'opposé des espèces précédentes, l'abondance des ribosomes (Pl. XXVII, 2, 3) groupés en spirales ou chaînettes (polysomes) surprend. Les saccules ergastoplasmiques sont généralement peu abondants (Pl. XXVII, 3), mais certaines cellules présentent des accumulations très importantes (Collin, 1966 b; fig. 1). Les mitochondries et les inclusions lipidiques sont relativement rares. Un faisceau important de microtubules, plus particulièrement serré dans l'isthme, s'étale en éventail dans le prolongement apical. Des grains denses de sécrétion sont très rares : ils paraissent s'être provisoirement égarés dans cette région.

b) L'isthme (Pl. XXVII, 1, 2, 3).

Ce rétrécissement, bien prononcé du PRS, reste identique à celui de Lacerta, Testudo ou Lampetra. Les microtubules constituent, parallèlement à l'axe cellulaire, un faisceau très riche (Pl. XXVII, 3) qui s'étend, non seulement dans le prolongement apical, mais encore parmi l'ellipsoïde. Dans cette région étriquée, les desmosomes assurent des contacts avec les cellules "interstitielles" (Pl. XXVII, 1, 2, 3). Se rencontre également ce type de jonction entre deux prolongement apicaux contigus (Pl. XXVII, 3). Enfin dans l'isthme, qui constitue un véritable "cou" cellulaire, les mitochondries, les grains de sécrétion, les lysosomes sont rares.

c) L'ellipsoïde (Pl. XXVI, 1, 2; Pl. XXVII, 1).

La concentration apicale de mitochondries existe encore chez l'Oiseau. Néanmoins, elle est sujette à des variations dans l'importance numérique de ces organites. Ceci suggère un effacement progressif de la polarité mitochondriale, peut-être, en relation avec la régression sensorielle. La matrice de ces organites n'est guère plus dense que le hyaloplasme avoisinant (après double fixation). Les crêtes se dilatent parfois pour donner un aspect vacuolaire aux mitochondries. Les mitochondries sont mêlées à des vésicules lisses, à de rares saccules ergastoplasmiques, à des polysomes et des lysosomes. Enfin, elles se retrouvent fréquemment dans toutes les autres régions cellulaires.

d) Le myoïde (Pl. XXVIII, 1, 2; Pl. XXIX, 1).

L'étude de cette région a permis, pour la première fois chez un Vertébré, de définir une activité sécrétoire, dans des cellules ayant conservé des caractères sensoriels (Collin, 1967 b). Cet aspect est envisagé en détail au CHAPITRE V. Nous signalerons tout d'abord l'absence de formations rappelant des corps glycogéniques ou un paraboloïde et, en ce sens, la situation est très comparable à Lacerta viridis. Cependant, les importantes concentrations de grains de sécrétion n'existent pas chez Pica ni chez tous les autres Oiseaux examinés (Coturnix, Vanellus, Meleagris, Sturnus, Turdus). L'appareil de Golgi, surtout chez les Poussins âgés, montre des figures semi-circulaires (Pl. XXVIII, 2) ou annulaires (Pl. XXVIII, 1) typiques des cellules en période d'activité sécrétoire. Il est localisé au-dessous de l'ellipsoïde, mais par le fait que les mitochondries enveloppent ce complexe, la limite entre ellipsoïde et myoïde est mal tranchée.

Dans la zone golgienne se trouvent les organites classiques des cellules glandulaires :

- Les corps denses ou lysosomes qui n'atteignent pas, chez l'immature, la complexité de Lacerta adulte (Pl. XXVIII, 1).
- Des corps multivésiculaires.
- Des vésicules lisses et des polysomes.



PLANCHE XXV.

CENTRE ORGANISATEUR ET SEGMENT EXTERNE RUDIMENTAIRE CHEZ PICA.

Fig. 1 - Jeune Pie (195 gr); 20 jours après l'éclosion; Os-Palade.  
(X 62 000).

Coupe longitudinale de PRS. Le prolongement apical (Pap) du segment interne (Si) d'un PRS est pourvu de deux centrioles ( $C_1$  = axial,  $C_2$  oblique), en relation avec les racines périodiques (Rp). Les triplets de  $C_1$  se prolongent par des doublets dans le segment connectif (Sc) puis dans le segment externe (Se). Dans le segment externe rudimentaire, le hyaloplasme, dépourvu de disques, est cependant occupé par quelques vésicules (Vse) à contenu plus ou moins dense hétérogène. La rudimentation semble affecter morphologiquement le segment externe mais non le centre organisateur.  
(L : lumière).

Fig. 2 - Embryon de Pie; 15 jours de développement; Os-Palade.  
(X 91 000).

Ultrastructure normale d'un centriole à 9 triplets (coupe transversale) du diplosome apical du segment interne (Si).

Fig. 3 - Jeune Pie de 195 gr prête à l'envol. Os-Palade.  
(X 96 000).

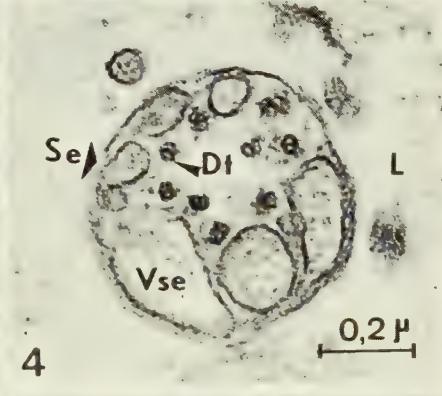
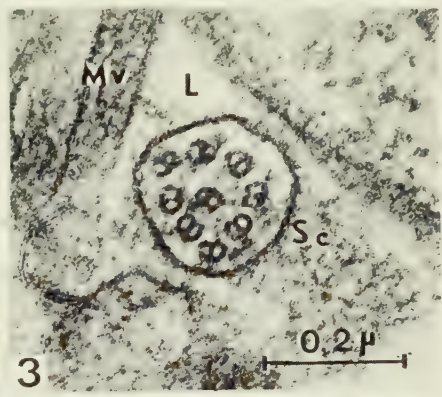
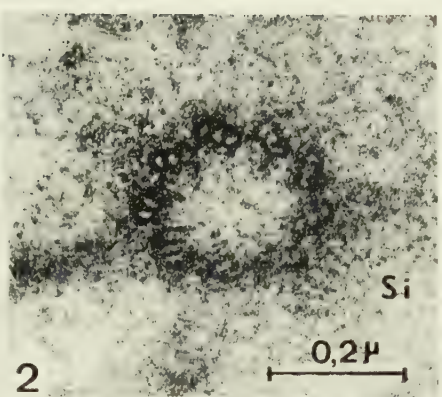
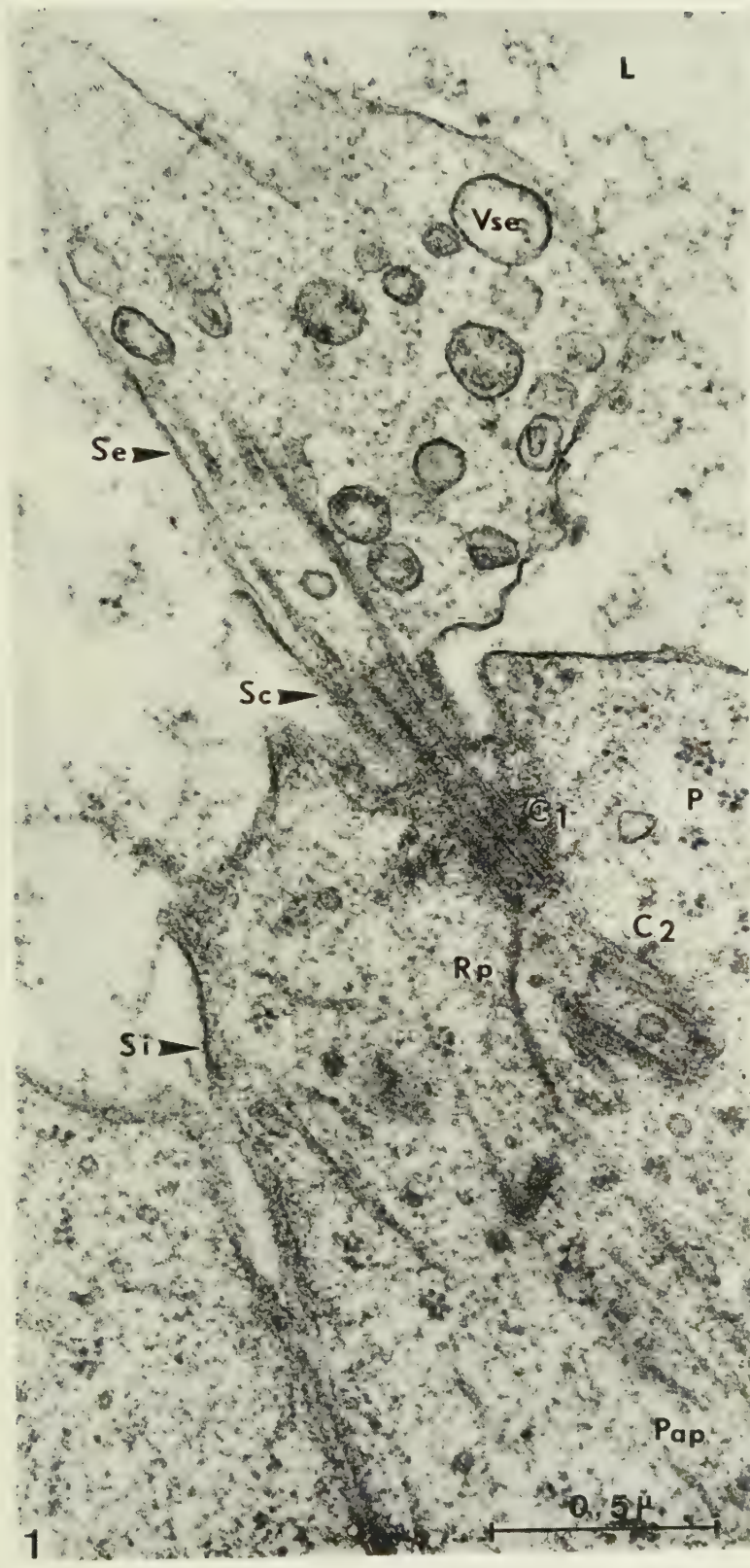
Coupe transversale d'un segment connectif (Sc) présentant une ultrastructure normale 9 + 0 (doublets), mais une répartition anormale 8 + 1.  
(L : lumière; Mv : microvillosités).

Fig. 4 - Jeune Pie (3 jours après l'éclosion); Os-Palade.  
(X 64 000).

Coupe transversale d'un segment externe (Se), vraisemblablement dans la région proximale. Les 9 doublets (Dt) sont présents mais les disques ne sont pas différenciés. Par contre, des vésicules (Vse) occupent une position périphérique.  
(L : lumière).

Fig. 5 - Jeune Pie (105 gr); Os-Palade.  
(X 52 000).

Segment externe (Se) - section transversale - dépourvu de constituants hyaloplasmiques autres que les 9 doublets de tubules.  
(L : lumière).







- Des grains denses (ou granules élémentaires - Collin 1967 c - ou grains de sécrétion) (Pl. XXVIII, 1, 2). Ils font l'objet d'une étude au CHAPITRE V.

L'ergastoplasme juxtanucléaire est particulièrement développé chez les poussins âgés (Pl. XXIX, 1). Sur les coupes, 6 à 15 saccules allongés constituent une véritable calotte rappelant, comme chez Lacerta, les corps de Nissl de certaines cellules nerveuses. Les saccules sont orientés longitudinalement ou parallèlement à l'enveloppe nucléaire. Des grains de Palade sont accolés aux membranes; ils sont nombreux dans le hyaloplasme supranucléaire (Pl. XXIX, 1). Bien que l'activité de synthèse, contrairement à l'activité sécrétoire, soit difficile à attester, par les méthodes directes, on est enclin à penser, vu la richesse en ribosomes (à proximité du noyau, dans le prolongement apical et dans le pédicule basal) que les synthèses protéiques sont actives dans les PRS de Pica.

### 3 - Le corps cellulaire (Pl. XXIX).

Contrairement à celui de Lampetra, il ne constitue pas un renflement très développé. Le noyau de forme régulière est ovoïde. Il est nanti de plusieurs nucléoles. Dans le nucléoplasme, se reconnaissent des condensations de chromatine. L'enveloppe nucléaire, en rapport avec le reticulum rugueux, est d'épaisseur régulière et présente de nombreux pores diaphragmés (Pl. XXIX, 1). Dans la pellicule cytoplasmique, périphérique au noyau, nous notons des polysomes, des mitochondries, des grains de sécrétion et des structures filamenteuses (microfilaments surtout).

### 4 - Le pédicule basal asynaptique (Pl. XXIX à Pl. XXXII; Fig. 10).

Si dans des coupes bien orientées, le PRS est observable depuis la cavité folliculaire jusqu'au corps cellulaire, le pédicule basal qui est ramifié reste très difficile à analyser. Cependant, ses rapports avec la membrane basale furent, après Lacerta (Collin, 1967 a) découverts chez l'Oiseau tout récemment (Collin, 1967 b; Collin, 1968 a; 1969 c). Fujie (1968) chez le Poulet, Quay, Renzoni et Eakin (1968) corroborent nos observations. Il faut signaler l'importance de telles relations, pour saisir les mécanismes fonctionnels des PRS.

L'absence de synapses typiques, mettant en relation les PRS avec des cellules ganglionnaires paraît évidente - Collin (1967; 1968; 1969) et Fujie, 1968 (voir aussi Oksche et Vaupel-von Harnack, 1966). Néanmoins, un désaccord subsiste avec Quay et Renzoni (1963), Quay, Renzoni et Eakin (1968), et tout récemment Bischoff (1969). Ce point sera largement discuté au CHAPITRE IV.

Pour l'analyse des propriétés du pédicule nous distinguerons trois zones :

- Le cône d'émergence intrafolliculaire ou intralobulaire (Pl. XXIX, 2).
- La zone moyenne et terminale (sur la membrane basale) intrafolliculaire ou intralobulaire (Pl. XXX, 1; Pl. XXXI).
- La zone extrafolliculaire ou extralobulaire et sa pénétration dans les espaces périvasculaires (Pl. XXXII).

#### a) Le cône d'émergence intrafolliculaire ou intralobulaire du pédicule.

Une distinction entre le corps cellulaire et le cône d'émergence n'est pas nette. En fait, le cytoplasme juxtanucléaire est ici incorporé. A ce niveau, le PRS - comme un neurone - forme un cône d'émergence qui peut se diviser en plusieurs branches constituant un pédicule ramifié.

Dans le cône, on note de nombreux organites. Les microtubules sont généralement peu nombreux, mais dans plusieurs cas des faisceaux de microfilaments sont bien développés. Des ribosomes (Pl. XXIX, 2) parfois abondants, groupés en polysomes, suggèrent que cette région est responsable de synthèses protéiques actives. A cela, s'ajoutent des vésicules ou saccules non ordonnés, plus ou moins bordés de ribosomes.

PLANCHE XXVI.

REGIONS APICALES DES PRS DE COTURNIX COTURNIX JAPONICA.

Jeune Caille; 25 jours après l'éclosion; 29 Août (après-midi); Os-Palade.

Fig. 1 - (X 11 000).

Les segments internes (Si), à ellipsoïde (El) riches en mitochondries et microtubules, sont nantis de segments externes (Se) allongés et dépourvus de disques.

(C<sub>1</sub> : centriole axial; Cl : cellule "interstitielle"; L : lumière; Sc : segment connectif).

Fig. 2 - (X 16 000).

Segment connectif (Sc) de segment externe (Se), en relation avec le centriole axial C<sub>1</sub>. Dans le segment externe, des vésicules de densité variable et des corps à structures multivésiculaires sont abondants et caractéristiques de la rudimentation. Tant pour la fig. 1 que la fig. 2, remarquer les dimensions élevées des segments externes (plusieurs microns). (L : lumière; Si : segment interne).

Fig. 3 - (X 11 000).

Le prolongement apical (Pap) d'un PRS gonflé est pauvre en organites cellulaires (flèche). Cette situation, fréquente également chez Pica, s'observe de la même façon après fixation aldéhydrique.

(Ci : cellule "interstitielle"; L : lumière; Se : segment externe).

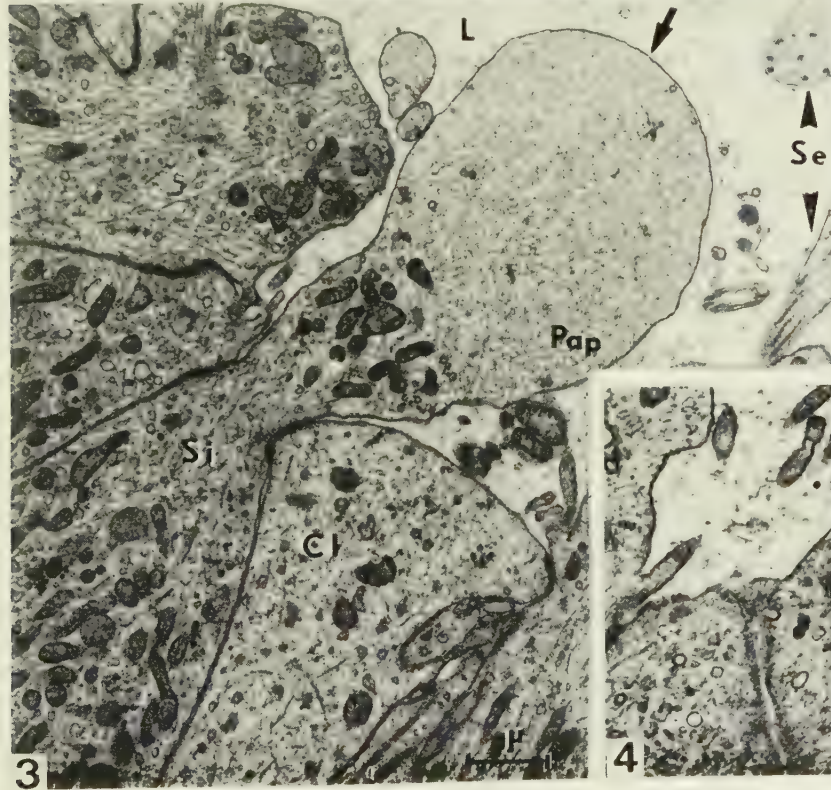
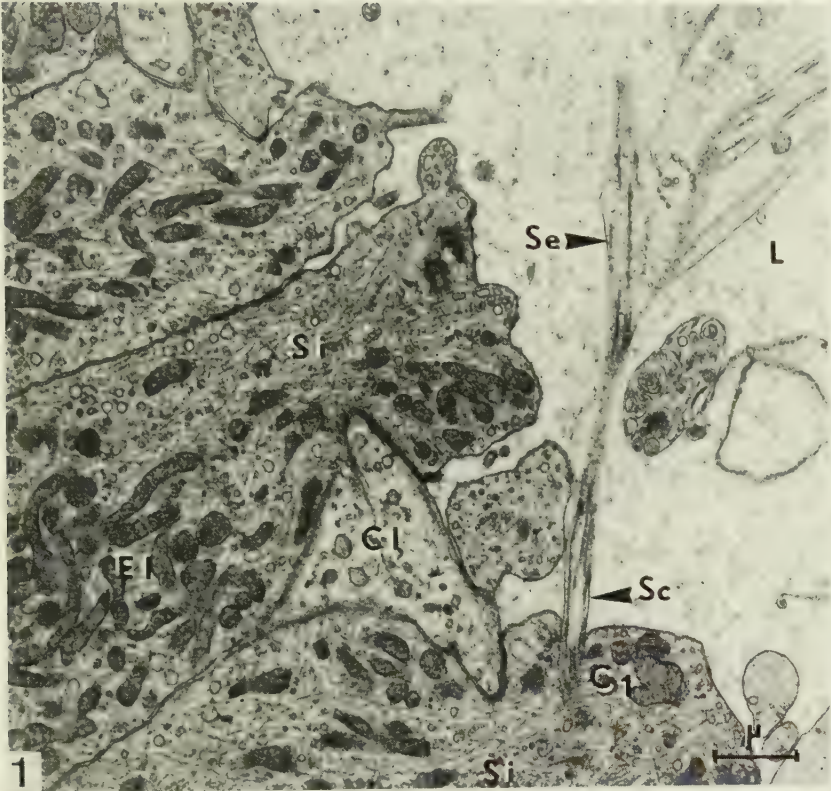
Fig. 4 - (X 18 000).

Segment externe (Se) bien développé, riche en matériel vésiculaire (Vse).

(C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> : centrioles; L : lumière; Si : segment interne; Mv : microvillosités des cellules "interstitielles").

Le polymorphisme des segments externes des figs. 1, 2, 4, peut être dû simplement à l'incidence des coupes.









Les corps multivésiculaires et les lysosomes sont moins nombreux que dans les confins golgiens. Se rencontrent encore des mitochondries. Le cône d'émergence constitue, de façon très irrégulière, une zone de concentration des grains de sécrétion.

b) La région moyenne et terminale (sur la membrane basale) intrafolliculaire ou intralobulaire du pédicule.

Après le cône d'émergence, il semble qu'il existe deux types de prolongements. Les uns viennent s'appliquer contre la membrane basale (Pl. XXX, 3), les autres - au contraire - la percent pour pénétrer dans les espaces périvasculaires, périlobulaires ou périfolliculaires (Pl. XXXII). Trois sections presque complètes de PRS (allant du segment interne au prolongement basal) justifient ces faits. Ainsi, lorsque le pédicule repose sur la membrane basale, nous avons affaire à sa région terminale. Au contraire, lorsqu'il pénètre dans les régions périvasculaires, nous pouvons considérer qu'il s'agit de sa région moyenne. Cependant, il est excessivement délicat de distinguer l'un ou l'autre type, de telle sorte qu'ils seront traités ensemble.

Au-delà du cône d'émergence, le pédicule se rétrécit et devient assez comparable à un axone. D'ailleurs, bien des auteurs, à propos de cellules sensorielles, considèrent cette région comme un axone. Les structures filamenteuses sont parfois abondantes; il s'agit de microtubules et de microfilaments en petits faisceaux qui sillonnent longitudinalement le pédicule (Pl. XXXII, 1). Malgré l'absence de densification cytoplasmique (comme chez Lampetra), le pédicule se distingue encore par la présence de grains de sécrétion (Pl. XXXI) et ne peut, en aucun cas, être confondu avec les cellules "interstitielles", plus particulièrement riches en microfilaments (Pl. XLVII, 1). Sur toute la longueur du pédicule, nous enregistrons à côté des éléments filamenteux :

- Des grains de sécrétion présentant différents degrés de densité (Pl. XXX, 1; Pl. XXXI, 1, 2, 3, 4).
- Des vésicules de type Vp de 500 Å de diamètre moyen.
- Des mitochondries orientées longitudinalement.
- De rares polysomes.

De temps en temps, le pédicule se renfle et forme une véritable "varicosité" (Pl. XXXI, 2, 4). A cet endroit, qui n'est pas sans rappeler les corps de Herring des cellules neurosécrétrices, les mitochondries occupent une position centrale; les grains denses sont parsemés à la périphérie. Dans ces renflements, les éléments filamenteux disparaissent plus ou moins. Parfois se trouvent des particules  $\propto$  de glycogène (Pl. XXXI, 4). Les vésicules de type Vp sont permanentes.

Le pédicule basal aborde la limitante basale. A cet endroit, les grains de sécrétion sont plus ou moins abondants. Ils montrent des degrés variables de densité (Pl. XXX, 3). Les vésicules Vp les accompagnent régulièrement (Pl. XXX, 3). Il existe donc une polarité vasculaire des pédicules basaux (Collin, 1967 b). Aucun ruban circonscrit par des vésicules rappelant des "rubans synaptiques" n'a pu être observé, contrairement à Vanellus (Collin 1968 a).

c) La zone folliculaire ou extralobulaire et sa pénétration dans les espaces périvasculaires.

Malgré les études récentes de Fujie (1968), Quay, Renzoni et Eakin (1968), Bischoff (1969), cette situation n'a pu être mise en évidence que chez Pica (Collin, 1968 a; 1969 c), pour les Sauropsidés. Meinzel (1969 b) signale également le même phénomène à propos de l'organe parapyréneal de Lampetra planeri. Au contraire, chez les Mammifères, plusieurs auteurs relatent une telle propriété qui concerne les pinéaloctes (De Robertis et Pellegrino de Iraldi - 1961 - qui reviennent ultérieurement - Pellegrino de Iraldi et De Robertis - 1965 - sur leur première interprétation; Wolfe, 1965; Arstila, 1967; Wartenberg, 1968).

Dans la mesure où le pinéaloctes est considéré comme un dérivé de PRS (Collin,

PLANCHE XXVII.

PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES SECRETOIRES CHEZ PICA PICA.

Fig. 1 - Jeune Pie de 195 gr (capturée au nid); 16 Mai (matin); Os-Palade.  
(X 12 000).

L'épithélium des follicules et lobules épiphysaires est constitué pour l'essentiel de deux types cellulaires : PRS et cellules "interstitielles" (CI). Le PRS présente une ultrastructure reptilienne typique. On reconnaît un segment externe rudimentaire (Se), dépourvu de disques. Observer le prolongement apical (Pap) du segment interne (Si), le centre organisateur (C), l'ellipsoïde (El) et le myoïde (My). Dans la lumière épiphysaire (L), un cil (Ci), appartenant à une cellule "interstitielle".  
(De : desmosome entre cellule "interstitielle" et PRS; N : novau).

Fig. 2 - Jeune Pie mâle de 145 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 18 000).

Détail de la région apicale du segment interne. Le centre organisateur, avec C<sub>1</sub> et C<sub>2</sub>, présente les mêmes propriétés morphologiques que celui des Reptiles et des Anamniotes (Rp : racine à striation périodique annexée à C<sub>2</sub>; Se : segment externe). Dans l'isthme (I), on reconnaît les microtubules (Mt). Enfin, dans le prolongement apical, les polysomes (P) sont nombreux.  
( L : lumière; Ly : lysosome; M : mitochondrie).

Fig. 3 - Le même oiseau qu'à la fig. 2.  
(X 18 500).

Deux PRS ont des prolongements apicaux (Pap) contigus, montrant un desmosome (De). Dans ces mêmes prolongements, un saccule ergastoplasmique (Er), des polysomes (P), des mitochondries (M), des microtubules (Mt).  
(I : isthme; L : lumière; Mv : microvillosités).







1967 c; 1968 a; Collin et Lutz, 1967; Collin et Ariëns Kappers, 1968), la pénétration du pédicule basal des PRS de L'Oiseau, dans les espaces périvasculaires, constitue un argument intéressant sur le plan phylétique.

Mais, faute d'avoir encore pu démontrer, de façon décisive, la coexistence de PRS et de pinéaloctes dans l'épiphyse de l'Oiseau, on ne doit pas omettre de souligner que de tels prolongements peuvent appartenir non seulement à des PRS mais peut-être encore à des pinéaloctes : la distinction entre les deux types cellulaires s'avère extrêmement délicate actuellement, à cause justement des relations phylétiques étroites entre PRS et pinéaloctes.

Une telle propriété du pédicule basal a pu être retrouvée chez Coturnix, mais n'a pas attiré notre attention chez Vanellus, ce qui laisserait penser que ce n'est pas un caractère général chez l'Oiseau, en accord avec Wartenberg (1968) chez les Mammifères. Au point où le PRS franchit les limites de la membrane basale, le pédicule présente souvent un étranglement (Pl. XXXII, 1, 2, 3) mais il ne tarde pas à se renfler pour donner une expansion polymorphe, ayant assez souvent dans sa région terminale une forme de bouton (Pl. XXXII, 4).

Il existe donc une véritable polarité vasculaire des pédicules (Collin, 1968 a, 1969 c) puisque les terminaisons se trouvent juste à proximité des capillaires (Pl. XXXII, 3, 4).

Dans la région de l'étranglement, les structures fibrillaires disparaissent progressivement, mais on trouve des mitochondries, des vésicules Vp et des grains de sécrétion. Dans l'expansion cytoplasmique périvasculaire, le pédicule pénètre à proximité des éléments conjonctifs (fibres conjonctives, fibrocytes) et des afférences catécholaminergiques. Le cytoplasme est bien pourvu en organites cellulaires : mitochondries, vésicules Vp isolées ou groupées, rosettes  $\propto$  de particules glycogéniques. A propos des grains de sécrétion, tous les intermédiaires se rencontrent entre des granules denses à coeur très osmiophile et des grains vidés ayant un aspect vésiculaire (Fig. 10). Ces degrés de densification ne sont pas sans rappeler les premières observations de Palay (1955) sur la neurohypophyse (et répétées depuis par de nombreux auteurs pour les cellules neurosécrétrices). En admettant l'existence d'une corrélation entre la densité des grains et la teneur en produits de sécrétion, nous sommes conduit à penser qu'il y a là l'expression ultrastructurale de l'excrétion (CHAPITRE V). Du même coup, s'entrevoient les analogies avec d'autres glandes endocrines ou les cellules neurosécrétrices.

#### d) Le transport des grains de sécrétion dans le pédicule basal.

Le pédicule basal des PRS de Pica représente le vecteur des grains de sécrétion (Collin, 1967 b). Il rappelle l'axone des cellules neurosécrétrices. Cependant, le PRS ne peut être assimilé à une cellule neurosécrétrice, à cause des données biochimiques et physiologiques relatives à la nature des principes actifs (CHAPITRE V).

Notre étude permet de souligner qu'il existe vraisemblablement un flux intrapédiculaire proximo-distal ou cellulifuge, prioritaire à celui du pôle apical qui ne montre que de très rares grains de sécrétion. Ceci peut être considéré, entre autres investigations, grâce aux études autoradiographiques effectuées ces dernières années, sur les neurones (Droz et Leblond, 1962, 1964; Droz, 1965; 1967).

Il est vraisemblable qu'on ne pourra rendre compte du déplacement des grains par des mouvements hyaloplasmiques mais plutôt par "des transferts d'ions et des changements d'état électrique des membranes; sous ce rapport, les membranes d'enveloppe des granules et l'électrogénèse neuronale sont des éléments d'un système où l'on peut évidemment s'attendre à de tels déplacements, qu'on pourrait alors grossièrement comparer à une migration électrophorétique, pour prendre une image opposée à celle des hématies entraînées par le courant plasmique" (Picard et Stahl, 1966).

En résumé, les caractères ultrastructuraux du pédicule basal permettent de tirer les conclusions suivantes :

- il représente un vecteur des grains de sécrétion d'origine golgienne et en assure, peut-être, le stockage pour une durée qui nous échappe encore.



PLANCHE XXVIII.

REGION SUPRANUCLEAIRE DES PRS DE PICA,

Fig. 1 - Jeune Pie femelle de 120 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 31 500).

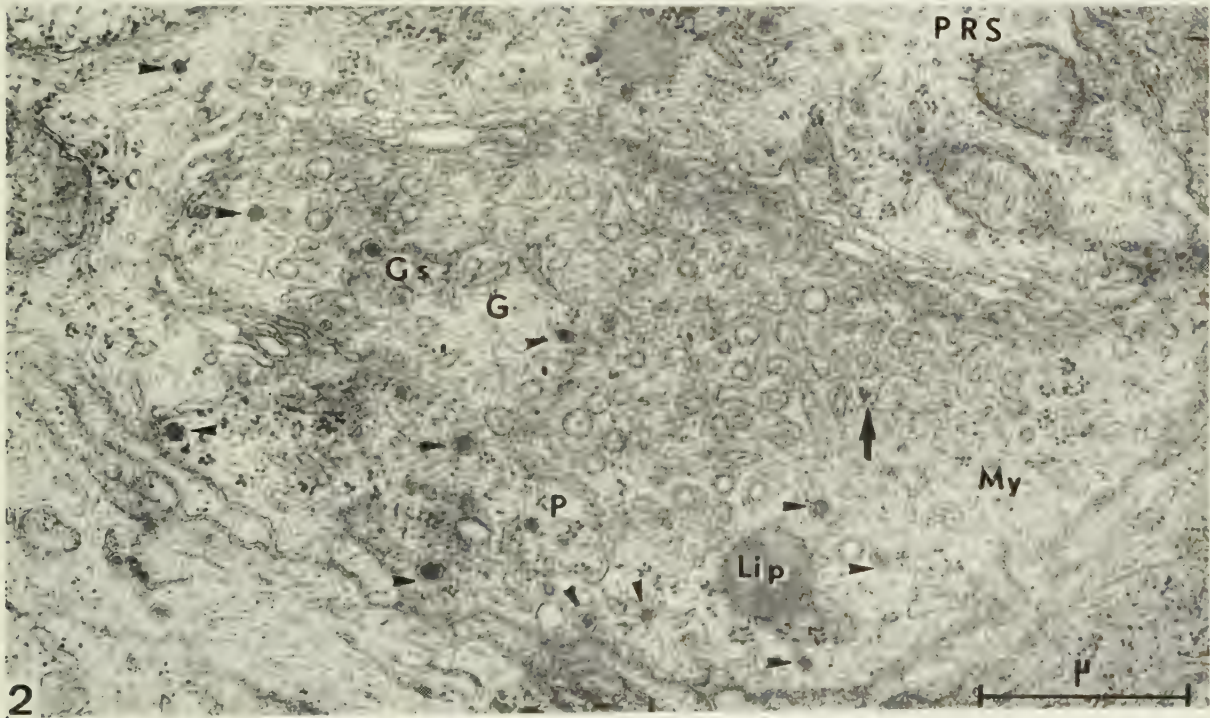
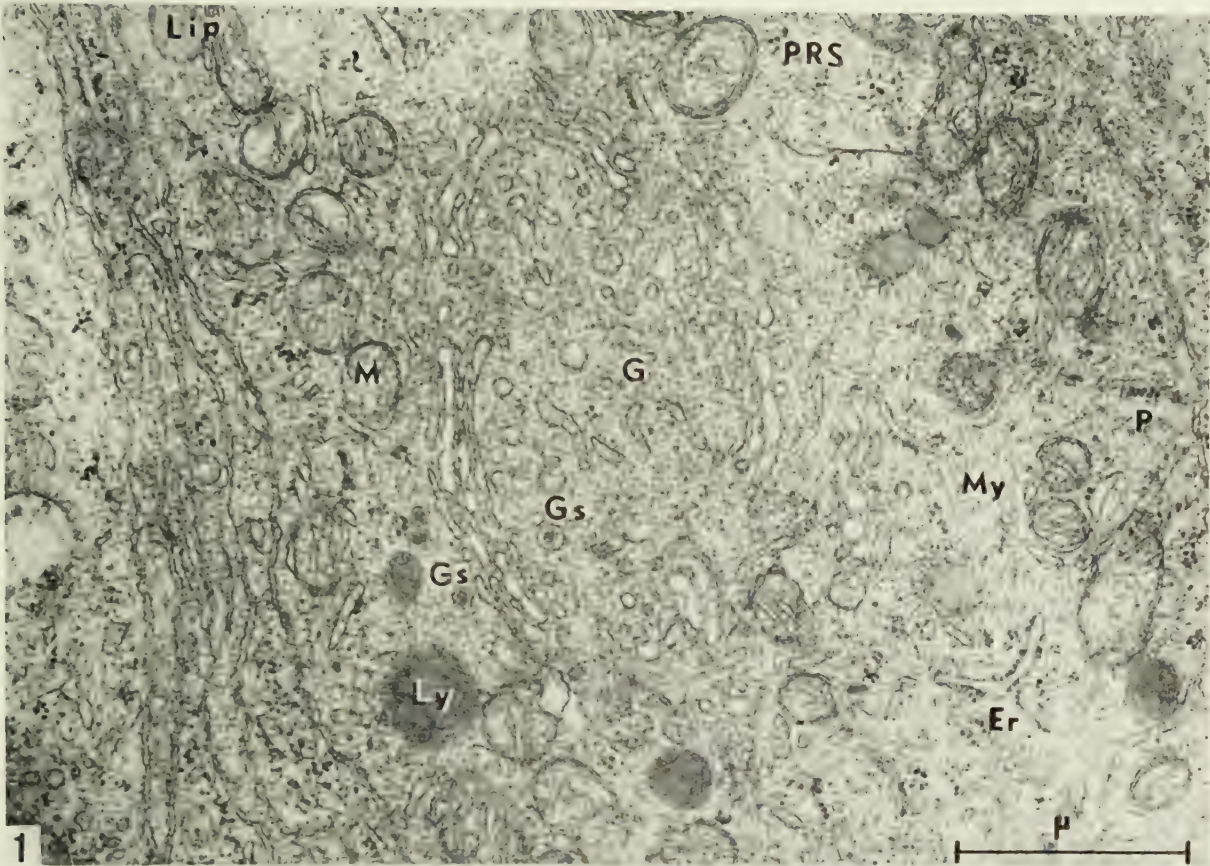
L'appareil de Golgi (G), en anneau, présente une activité sécrétoire. Quelques grains de sécrétion (Gs) en témoignent.

(Er : ergastoplasme; Lip : inclusion lipidique; Ly : lysosome; M : mitochondrie; My : myoïde; P : polysomes).

Fig. 2 - Jeune Pie femelle de 110 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 28 000).

L'appareil de Golgi (G), constitué de plusieurs dictyosomes (formant une sorte de crois-sant), donne naissance à des grains de sécrétion (Gs) nombreux indiqués par des petites flèches. Une grosse flèche signale la mise en charge en contenu dense de l'extrémité d'un saccule golgien, stade précurseur d'un grain de sécrétion.

(My : myoïde; Lip : inclusion lipidique; P : polysome).







- la polarité vasculaire très poussée permet, vraisemblablement, l'excrétion dans de très bonnes conditions.

- il fournit, par l'absence de rubans synaptiques, d'autres preuves d'une perte de la fonction photosensorielle. De plus, chez Pica, malgré l'exploration de plusieurs centaines de prolongements, nous n'avons pas réussi à révéler, contrairement à Vanellus, la présence de "rubans circonscrits par des vésicules" (CHAPITRE IV).

## C - PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES EMBRYONNAIRES ET A L'ECLOSION.

### 1 - Anas platyrhynchos.

Chez l'embryon (Collin, 1966 a), aux derniers stades de l'embryogénèse (26 ème jour), les cellules à prolongement apical représentent des photorécepteurs rudimentaires. Elles sont pourvues d'une expansion cytoplasmique en massue, rappelant la différenciation incomplète d'un segment externe de photorécepteur, mais dépourvue de disques typiques. Bien que cet article n'ait pas été retrouvé par Oksche et Vaupel-von Harnack (1965 a) chez l'im-mature de 11 jours, on ne peut pas mettre en doute sa présence chez le Caneton (il a été retrouvé chez d'autres Oiseaux examinés - Lutz et Collin, 1967), mais il paraît très vrai-semblable que la différenciation des disques, au niveau de cet article, ne peut s'exprimer. En conséquence, la cellule à prolongement apical (ou photorécepteur rudimentaire) est incapa-ble d'une différenciation photoréceptrice (Collin, 1966 a).

### 2 - Pica pica.

Des oeufs ont été dénichés au cours des printemps 1965 et 1966. Ils sont mis en couveuse, à une température de 38°5, à un stade parfois non incubé. Le développement s'ef-fectue très normalement. La comparaison des stades de développement avec le Poulet et la Caille a été établie par Lutz-Ostertag (1968).

Les stades les plus intéressants, étudiés en microscopie électronique, sont ici re-latés :

- Stade (26-27 Poulet; 19-20 Caille) = 5 j - 5 jours et demi de développement.
- Stade (30-31 Poulet; 22 Caille) - 6 j - 6 jours et demi de développement.
- Stade (38 Poulet; 26 Caille) - 9 j et demi - 10 jours de développement.
- Stade (45 Poulet; 32 Caille) - 15 j et demi - 16 jours de développement.
- Eclosion.
- 3 jours après l'éclosion etc...

A 5 j. - 5 j. 1/2 : quelques cellules à prolongement apical correspondent vrai-semblablement à des photorécepteurs. La majorité des cellules sont de type épendymaire.

A 6 j. - 6 j. 1/2 : les deux types cellulaires, photorécepteurs et cellules "inters-titielles" de type épendymaire sont nettement différenciés. Le prolongement apical correspond à une partie du segment interne. L'ellipsoïde est, de façon générale, réduit. La zone golgien-ne est en place. La région juxtanucléaire est bien pourvue en matériel vésiculaire lisse, ap-partenant au réticulum. Le corps cellulaire se prolonge par un pédicule.

A 9 j. - 9 j. 1/2 : les photorécepteurs et surtout les cellules "interstitielles" sont riches en inclusions denses polymorphes, de nature vraisemblablement lipidique. Des "photorécepteurs" clairs contrastent avec des photorécepteurs sombres. Le segment interne est différencié : l'isthme est fourni en microtubules. L'appareil de Golgi donne parfois nais-sance à des grains denses. L'ergastoplasme juxta-nucléaire est en place. L'ellipsoïde est plus-riche en mitochondries. L'un des deux centrioles du centre organisateur a différencié un segment externe, dépourvu d'organites cellulaires. Dans le pédicule basal, riche en microfi-laments, apparaissent des grains denses épars.

PLANCHE XXIX.

CORPS CELLULAIRE ET SES ENVIRONS DANS LES PRS DE PICA.

Fig. 1 - Jeune Pie mâle de 145 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 29 500).

Dans le corps cellulaire, un noyau (N), avec son nucléole (Nu) et des amas de chromatine, est limité par l'enveloppe nucléaire (Mn) à pores diaphragmés (Pn). Comme chez Lampra ou Lacerta, l'ergastoplasme (Er) du myoïde (My) occupe une position juxtanucléaire. Les polysomes (P) sont abondants. Le cytoplasme périphérique au noyau (N) est peu développé.

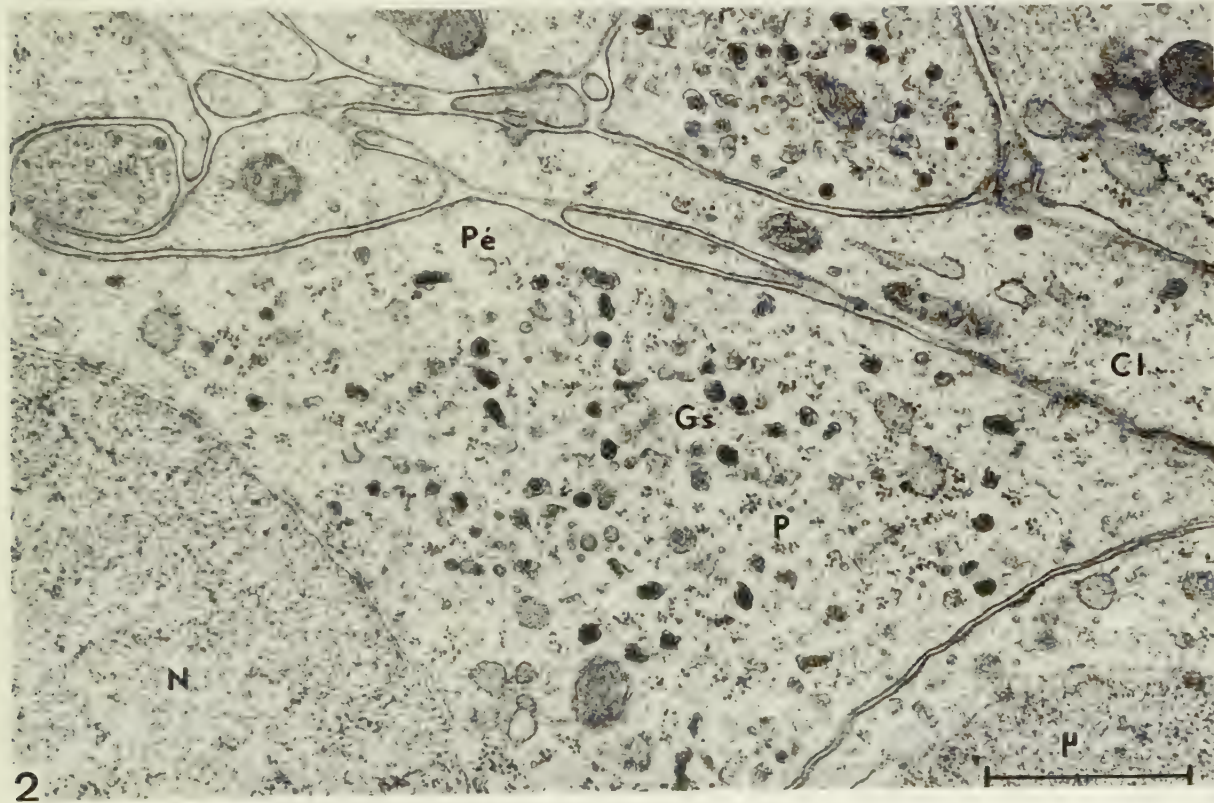
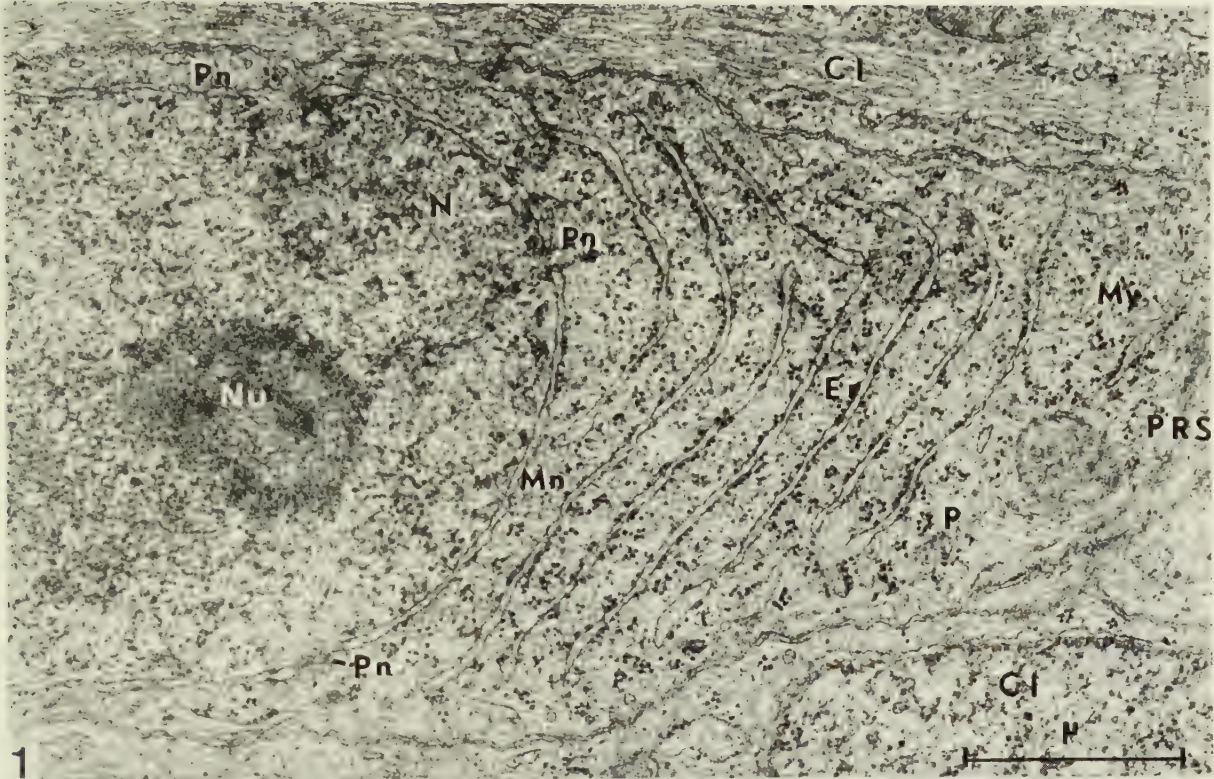
(CI : cellule "interstitielle" à microfilaments).

Fig. 2 - Jeune Pie de 105 gr (capturée au nid); 2 Mai (matin); Os-Palade.  
(X 27 500).

Au départ des pédicules basaux asynaptiques (Pé), les polysomes (P) sont nombreux. Les grains de sécrétion (Gs) émigrent en direction des espaces périvasculaires.

(CI : cellule "interstitielle"; N : noyau de PRS).









A 15 j. 1/2 - 16 j. : les structures de l'Oiseau immature sont en place. Des segments externes piriformes ou élancés sont en relation avec un segment connectif allongé, de structure typique 9 + 0. Le hyaloplasme de ces articles est pourvu de vésicules, les unes claires, les autres plus ou moins denses, mais rien ne suggère la genèse de disques. Le prolongement apical est riche en ribosomes ou saccules ergastoplasmiques. L'appareil de Golgi montre des signes importants d'activité : genèse de grains de sécrétion, suivie d'une migration dans les pédicules à polarité vasculaire nette. Les lysosomes et les corps multivésiculaires sont fréquents dans le myoïde. Les microvillosités à fibrilles internes sont différenciées. Certains photorécepteurs rudimentaires, sombres, subissent une dégénérescence : les macrophages de la lumière épiphysaire contiennent des produits de dégradation. Des inclusions lipidiques peu nombreuses persistent.

A l'éclosion (17 - 18 jours) : les caractères des photorécepteurs rudimentaires à activité sécrétoire sont typiques. Dans la lumière folliculaire, des systèmes concentriques de membranes ne peuvent être reliés aux segments connectifs, contrairement à Coturnix.

Chez l'immature, les PRS s'allongent avec l'accroissement d'épaisseur de l'épithélium. Contrairement aux résultats d'Oksche et Vaupel-von Harnack (1965 a; 1966) sur d'autres espèces, nos observations établissent que le segment externe conserve ses caractères embryonnaires.

En conclusion, nous constatons une différenciation précoce des photorécepteurs rudimentaires qui se maintiennent encore chez le Poussin prêt à l'envol et vraisemblablement chez l'adulte de Pica, comme chez d'autres Oiseaux (Vanellus, Sturnus, Turdus). La genèse de grains denses, à partir de l'appareil de Golgi, souligne, chez un embryon de Sauropsidé, une activité sécrétoire aux stades du développement embryonnaire. Cette observation est à mettre en parallèle avec les résultats de Moszkowska (1958), permettant de considérer une activité antigonadotrope de l'épiphyse embryonnaire. Contrairement aux Urodèles (Kelly, 1965), la différenciation sensorielle du segment externe, suivie d'une régression par dégénérescence, n'affecte pas les cellules de type sensoriel, chez Pica.

## D - PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES D'AUTRES ESPECES.

### 1 - Coturnix coturnix japonica.

Nos observations sont différentes de celles de Bischoff (1967, 1969). L'existence d'une très grande majorité de photorécepteurs rudimentaires, voisins morphologiquement de ceux de Pica, évitera ici de reprendre une étude détaillée (Pl. XXVI). Certaines particularités du segment externe (existence de systèmes concentriques de membranes) ont été considérées antérieurement. Les rubans synaptiques de Bischoff (1969) correspondent à des rubans circonscrits par des vésicules (Collin, 1968 a). L'existence de photorécepteurs (Bischoff) est douteuse (voir discussion). L'activité sécrétoire des PRS est comparable à celle de Pica, mais les grains denses sont en moindre quantité dans les pédicules basaux. Bischoff, tant chez le Poulet que chez la Caille, conçoit l'activité sécrétoire autrement. Ainsi, ses résultats sur Coturnix se trouvent opposés aux nôtres et à ceux de Ralph et Dawson (1968), en électrophysiologie.

### 2 - Sturnus vulgaris.

Des PRS sont présents dans la région postérieure de l'organe pinéal, à proximité du cervelet. Les segments externes, comme chez Turdus, persistent dans la lumière épiphysaire. La région antérieure (à proximité des hémisphères) présente un aspect compact, laissant présumer l'existence de pinéaloctes. Une étude, en microscopie électronique, de ces régions est actuellement en cours, pour vérifier ce point de vue.

FIGURE 9.

REGION BASALE (PERIPHERIQUE) D'UN FOLLICULE OU LOBULE EPIPHYSAIRE DE PICA ET  
L'ESPACE PERIVASCULAIRE (Collin, 1969 c).

AC : afférence catécholaminergique; CA : capillaire; CI : cellule "interstitielle"; En : endothélium; Ep : espace péricapillaire; Ery : erythrocyte; Fc : fibres collagènes; Fi : fibrocyte; Gl : glycogène; Gs : grains de sécrétion; Lc : lumière du capillaire; M : mitochondrie; MB : membrane basale; Mf : microfilaments; Mt : microtubules; Nt : neurotubules; P : polysomes; Pé : pédicule basal des PRS; PF : paroi folliculaire ou lobulaire; PRS : photorécepteur rudimentaire sécrétoire; Va : vésicule de type "a"; Vb : vésicule de type "b"; Vc : vésicule de type "c"; Vp : microvésicule de photorécepteur rudimentaire sécrétoire.

Les flèches indiquent différentes phases de la déplétion du contenu dense des grains de sécrétion.



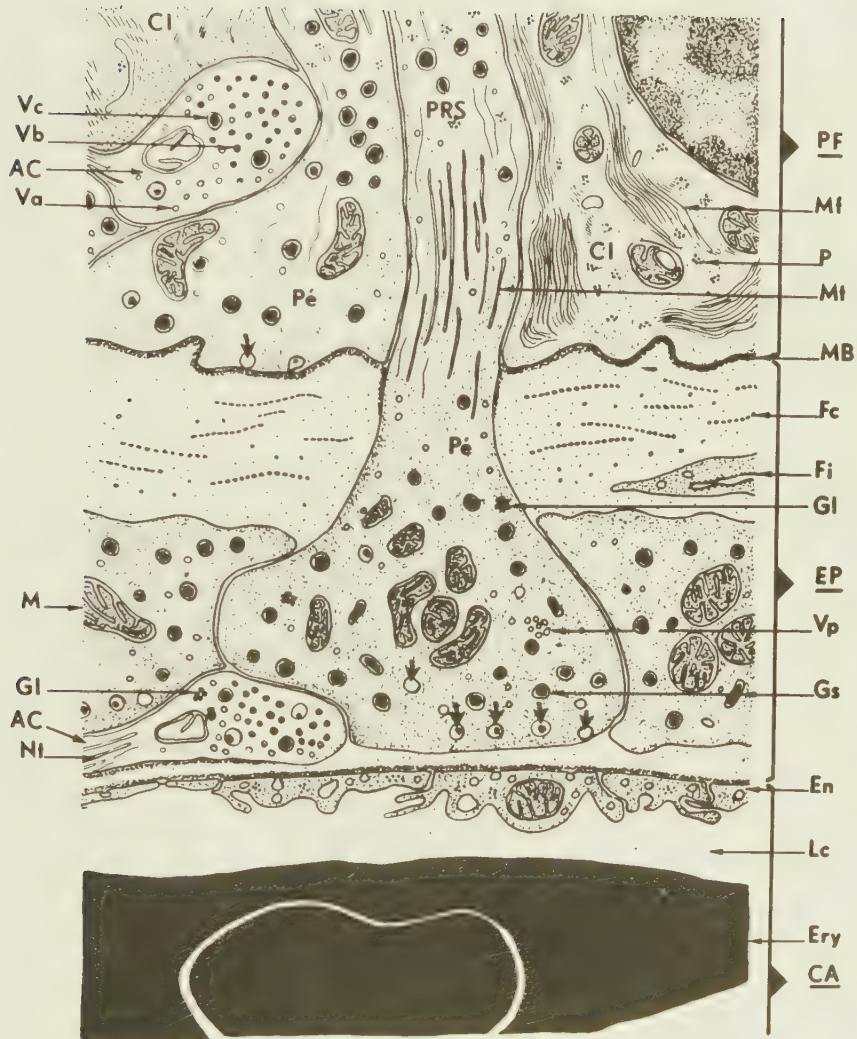


PLANCHE XXX.

POLARITE VASCULAIRE DES PEDICULES BASAUX DES PRS DE PICA.

Fig. 1 - Jeune Pie de 195 gr (capturée au nid); 16 Mai (matin); Os-Palade.  
(X 24 000).

La paroi épithéliale des follicules et lobules épiphysaires est montrée dans sa région basale. Remarquer plusieurs cellules "interstitielles" (CI) et des pédicules (Pé), chargés en grains de sécrétion (Gs). Dans l'espace péricapillaire (Ep), deux pédicules (Pé) voisinent avec un fibrocyte (Fi) et un capillaire dont on voit l'endothélium (E) et un erythrocyte (Ery).

Fig. 2 - Jeune Pie mâle de 145 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 27 500).

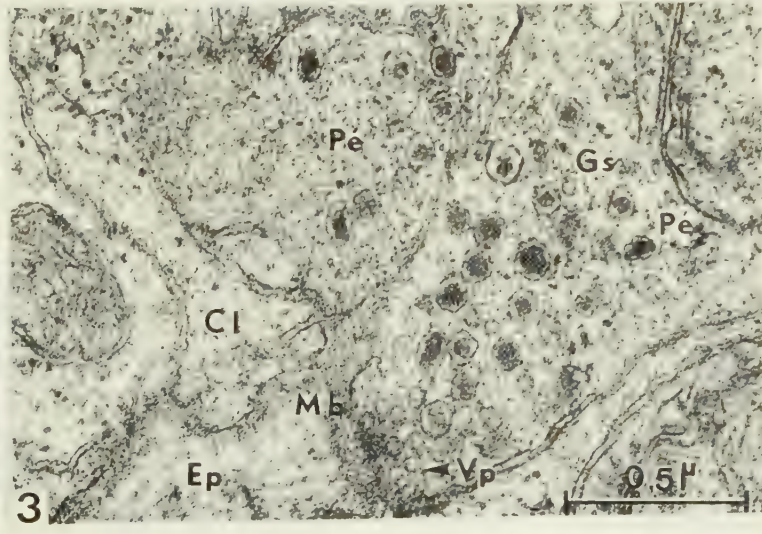
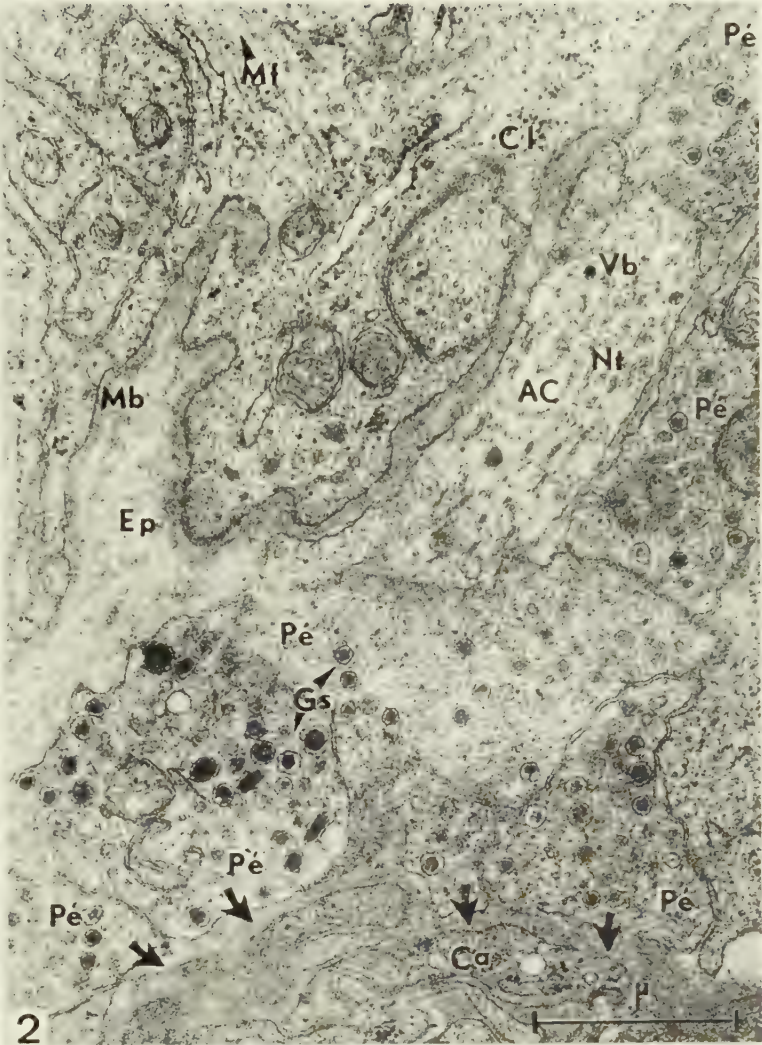
Dans la paroi épithéliale des follicules et lobules, des cellules "interstitielles" (CI) sont riches en microfilaments (Mf). L'espace péricapillaire est sillonné par les pédicules (Pé) basaux des PRS, chargés de grains de sécrétion (Gs) et montrant une polarité vasculaire indiquée, à proximité d'un capillaire (Ca), par des flèches. Cinq pédicules sont voisins et trois d'entre eux offrent des contacts avec une afférence catécholaminergique (AC), caractérisée par des neurotubules (Nt) et un matériel vésiculaire peu abondant (Vb). Il s'agit vraisemblablement de la région préterminale d'une fibre.  
(Mb : membrane basale).

Fig. 3 - Jeune Pie femelle de 110 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 49 000).

Les pédicules (Pé) des PRS traversent la membrane basale (fig. 2) ou reposent directement sur elle (Mb) : c'est le cas de cette figure. Dans un pédicule basal, les grains de sécrétion (Gs) ont un contenu dense plus ou moins important. Des vésicules (Vp) les accompagnent fréquemment.

(CI : cellule "interstitielle"; Ep : espace péricapillaire).









### 3 - Vanellus vanellus.

L'existence de PRS est à retenir dans l'épiphyse distale, moyenne et proximale. Les segments externes sont rudimentaires. Une activité sécrétoire est décelée comme chez Pica, Coturnix, Sturnus. Le passage des pédicules dans les espaces périvasculaires n'est pas encore démontré. Par contre, des rubans circonscrits par des vésicules (Collin, 1968 a), caractérisent les pédicules.

## E - DISCUSSION.

Nous envisagerons ici, exclusivement, le problème de la fonction photosensorielle chez l'Oiseau. Quay et Renzoni (1963) inféraient à propos de l'étude des Passereaux : "The suggestive structure of presumed sensory cells in passerines with their nervous connections suggest for the avian pineal a photo-or radiation receptor functional component".

L'interprétation d'une fonction sensorielle reçoit encore l'approbation de Bischoff (1967; 1969) et de Quay, Renzoni et Eakin (1968). Oksche et Vaupel-von Harnack (1965 a, b; 1966) considèrent que, chez plusieurs espèces, ne se rencontrent pas de photorécepteurs typiques, mais la rudimentation bipolaire n'est pas justifiée (maintien d'un segment externe rudimentaire, rapports des pédicules basaux asynaptiques avec la membrane basale). Dans plusieurs publications (Collin, 1966 a, b, c; 1967 a, b, c; 1968 a, 1969 c; Collin et Lutz, 1967), l'existence de photorécepteurs rudimentaires a toujours été retenue, soulignant la régression de la fonction sensorielle. Chez toutes les espèces examinées, les PRS montrent des caractères de photorécepteur : segment externe, segment interne, corps cellulaire, pédicule basal. Mais, ces cellules sont atypiques, en ce sens qu'elles ont subi une rudimentation affectant le pôle photorécepteur et le pôle neurotransmetteur. Une telle appréciation ne peut être fournie que sur les bases de l'ultrastructure comparée. La perte d'une différenciation photosensorielle, soulignée depuis 1966 (Collin, 1966 a), reçoit plus récemment de nouvelles preuves, grâce à Fujie (1968), chez le Poulet, et vraisemblablement par Oksche (1969). Collin (1966 a, b, c; 1967 c), Lutz et Collin (1967), Fujie (1968) démontrent, en relation avec un centre organisateur, des segments externes rudimentaires dépourvus de disques typiques. De plus, l'existence de synapses typiques ne peut être établie (Collin, 1967 b, c; 1968 a; 1969 c; Fujie, 1968). Cet ensemble de résultats conduit donc à considérer l'existence de photorécepteurs rudimentaires (Collin 1966-1969), "pinéalocytes" de Fujie (1968). Le problème de la dénomination de ces éléments sera discuté ultérieurement, mais Fujie (1968) est en parfait accord avec nos observations antérieures.

Actuellement, cette prise de position se trouve consolidée par les travaux de l'électrophysiologie. Ainsi, Morita (1966), à propos du Pigeon, argue : "With all animal investigated the evidence was entirely negative, i. e. direct illumination of the pineal organ or of the lateral eyes did not produce any electrical activity related to the onset or the cessation of light".

De leur côté, Ralph et Dawson (1968), chez des exemplaires de Coturnix (de 7 jours à 6 mois) et de Passer domesticus (30 à 120 jours), concluent qu'il n'a pas été possible de démontrer une relation entre le potentiel électrique et les variations d'illumination. "Chez ces Oiseaux, l'épiphyse n'est pas un photorécepteur au sens conventionnel".

Il apparaît donc, maintenant, une convergence entre les apports cytologiques et électrophysiologiques. La perte du potentiel photosensoriel, au sens conventionnel, semble être acquise tout au moins pour certaines espèces d'Oiseaux.

Récemment, Quay, Renzoni et Eakin (1968) considèrent, cependant, grâce à l'étude de Melopsittacus, des caractères sensoriels. Ils établissent l'existence de deux types cellulaires : type I - qu'ils comparent aux photorécepteurs rudimentaires de Pica - et des cellules de type II - à caractères épendymaires ou cellules "interstitielles". Comme Bischoff

PLANCHE XXXI.

PEDICULES DES PRS DANS L'EPITHELIUM FOLLICULAIRE ET LOBULAIRE DE PICA.

Jeune Pie mâle de 145 gr (capturée au nid); 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.

Fig. 1 - (X 60 000).

Les grains de sécrétion (Gs) présentent l'ultrastructure classique. Limités par une capsule golgienne (membrane unitaire), ils sont occupés par un coeur dense à contenu finement granuleux, caractéristique. Un halo clair est toujours interposé entre la capsule et le contenu dense des grains.

Fig. 2 - (X 29 000).

Section transversale de pédicules de PRS. Les pédicules montrent parfois un aspect "variqueux". Ils sont riches en grains de sécrétion (Gs).

(CI : cellule "interstitielle"; Ep : espace péricapillaire).

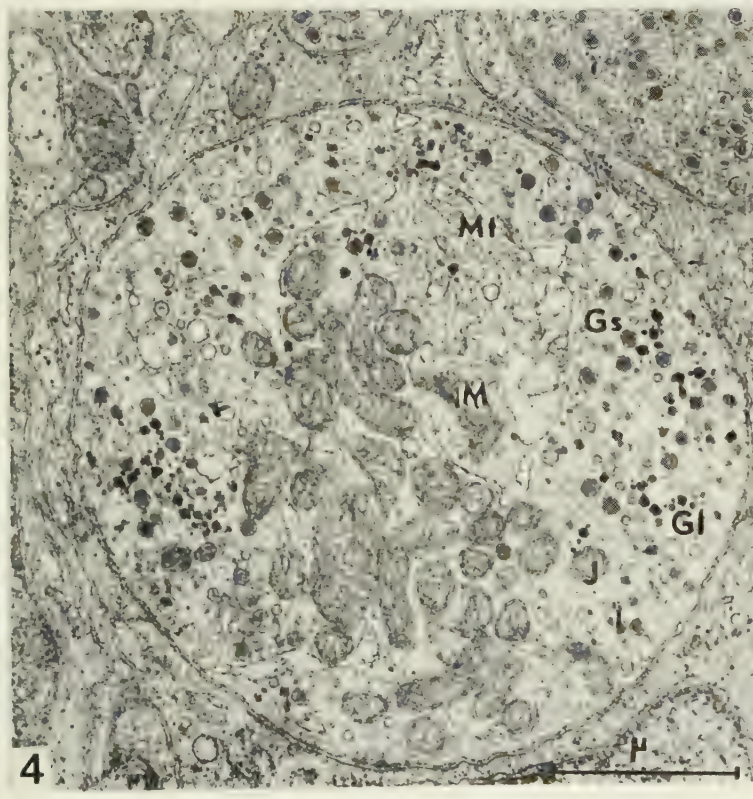
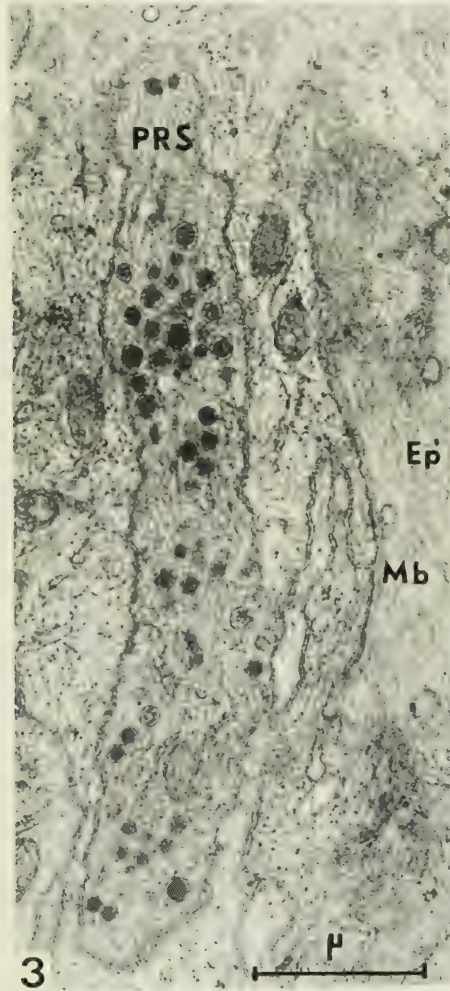
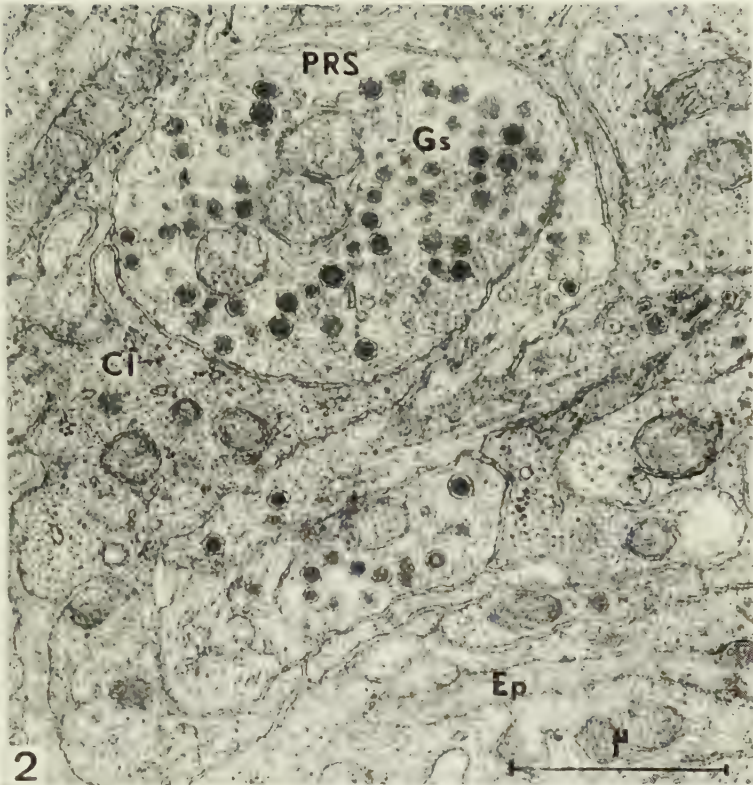
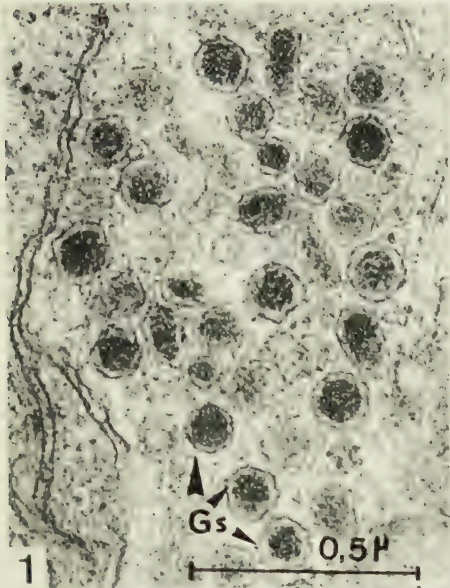
Fig. 3 - (X 22 500).

Section longitudinale d'un pédicule de PRS chargé de grains de sécrétion et longeant l'espace péricapillaire (Ep) séparé de l'épithélium par la membrane basale (Mb).

Fig. 4 - (X 25 000).

Section transversale d'un pédicule renflé, avec des mitochondries centrales abondantes (M), des microtubules (Mt), des grains de sécrétion (Gs) et des particules  $\alpha$  de glycogène (Gl).









(1969) et nous-même, chez Coturnix, ils trouvent des systèmes lamellaires concentriques intégrés aux segments externes.

Quay, Renzoni et Eakin (1968), Bischoff (1969) pensent avoir, ainsi, mis en évidence des caractères sensoriels, par la présence de tels systèmes concentriques de membranes. Pour nous, l'interprétation est différente. En effet, nous n'avons jamais trouvé, pas plus d'ailleurs que d'autres auteurs, de caractères typiques de disques. Alors que tous s'accordent à penser que les segments externes sont de type cône, chez les Anamniotes et les Reptiles, aucun indice de cône ou même de bâtonnet n'est encore perceptible chez l'Oiseau. Les images concentriques de disques, obtenues chez Lampetra (Collin, 1969 a), sont différentes de celles publiées par Quay et coll. (1968) ou Bischoff (1969). Sur des coupes ultrafines sériées de l'épiphyse de Coturnix, nous avons pu noter des systèmes concentriques de membranes, dans la région tout à fait distale de segments externes de 10  $\mu$ . Dans les régions moyenne et proximale, un matériel vésiculaire est pauvre dans les mêmes articles. Rien ne permet, actuellement, d'homologuer de telles formations à des disques. Il faut, en effet, s'assurer de leurs rapports avec la membrane plasmique (comme chez les Anamniotes et Lacerta : cellules "P"). Si des segments externes sont bien nantis de systèmes concentriques de membranes, il existe d'autres interprétations pour expliquer les figures concentriques de la lumière épiphysaire. Ainsi, Fujie (1968) suggère qu'elles dérivent de la compression de cils gonflés. La dégénérescence de certains "photorécepteurs" peut conduire à la formation de figures myéliniques (Collin, 1967 a).

La rudimentation n'affecte pas obligatoirement la longueur des segments externes. Elle est, surtout, caractérisée par les constituants atypiques de tels articles (voir aussi Lacerta) qui sont significatifs de la perte de la fonction sensorielle. Le segment externe rudimentaire n'est pas une formation propre à l'embryon (Collin, 1966 a, b) : il subsiste chez le jeune Oiseau (Collin, 1966 b, c; Fujie, 1968) et chez l'adulte (Lutz et Collin, 1967; Renzoni, Eakin et Quay, 1968; Quay, Renzoni et Eakin, 1968).

Le segment externe mérite donc d'être considéré comme une relique sensorielle (Lutz et Collin, 1967). Oksche (1969) souligne, tout récemment, son caractère "vestigial".

Pour justifier encore d'une fonction sensorielle, Quay, Renzoni et Eakin (1968), Bischoff (1969) envisagent l'existence de synapses. Néanmoins, les rapports somato-dendritiques ne sont pas démontrés avec certitude, chez Melopsittacus : de plus, aucun ruban synaptique n'est établi. Si Bischoff (1969) renouvelle les observations parallèles de Fujie (1968) et Collin (1968 a), un désaccord subsiste, concernant l'interprétation de ce que nous considérons comme des rubans circonscrits par des vésicules (CHAPITRE IV). Actuellement, et en accord avec nos idées antérieures (Collin, 1967 b, d), aucune synapse typique n'est établie.

Les cellules de type sensoriel de l'Oiseau, comparées à celles de Lampetra ou de Lacerta (cellules "P"), fournissent donc des signes évidents de rudimentation et de régression sensorielle, plus particulièrement marqués au niveau des structures polaires. Le pédicule basal asynaptique - qui repose ou perce la membrane basale (Pica) - perd son potentiel neurotransmetteur; il est impliqué dans le transit des grains de sécrétion et vraisemblablement en assure l'excrétion. Nos résultats sont en accord avec ceux de Fujie chez le Poulet et ceux de l'électrophysiologie (Morita; Ralph et Dawson). Les divergences avec Quay, Renzoni et Eakin (1968) et Bischoff (1969) tiennent plus à l'interprétation des faits qu'aux observations ultramicroscopiques.

Un point reste encore énigmatique. En effet, Ralph et Dawson (1968) avec Morita (1966) notent seulement l'existence de potentiels de faible amplitude dont les pics ont une fréquence de 5-10/s, détectés à la base de la tige pinéale. Cette zone ayant été, de notre côté, très insuffisamment étudiée, il n'est pas encore possible de donner une interprétation à une telle réponse.

Peut-on, définitivement, révoquer une activité photosensorielle chez l'Oiseau ? Il est extrêmement délicat de se prononcer actuellement. Une chose est certaine : la grande majorité (sinon la totalité ?) des cellules "sensorielles" est du type PRS, chez tous les Oiseaux que nous avons examinés. Mais qui peut affirmer l'absence de variations individuelles ? Il n'est peut-être pas impossible que quelques Oiseaux primitifs aient encore conservé de ra-



PLANCHE XXXII.

PENETRATION DES PEDICULES DE PRS (PICA PICA) DANS LES ESPACES PERIVASCULAIRES.

Jeune Pie de 145 gr (mâle) capturée au nid; 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph.

Fig. 1 - (X 22 500).

Un pédicule basal (Pé) de PRS perce la membrane basale (Mb). Au moment où il l'aborde, son cytoplasme, pourvu de microtubules (Mt), se rétrécit. Dès sa sortie, le pédicule se renfle : il renferme des mitochondries (M), des grains de sécrétion (petites flèches) et des microvésicules (Vp). Dans l'espace péricapillaire (Ep), le pédicule n'est plus enveloppé par la membrane basale (grosses flèches).  
(CI : cellule "interstitielle").

Fig. 2 - (X 25 000).

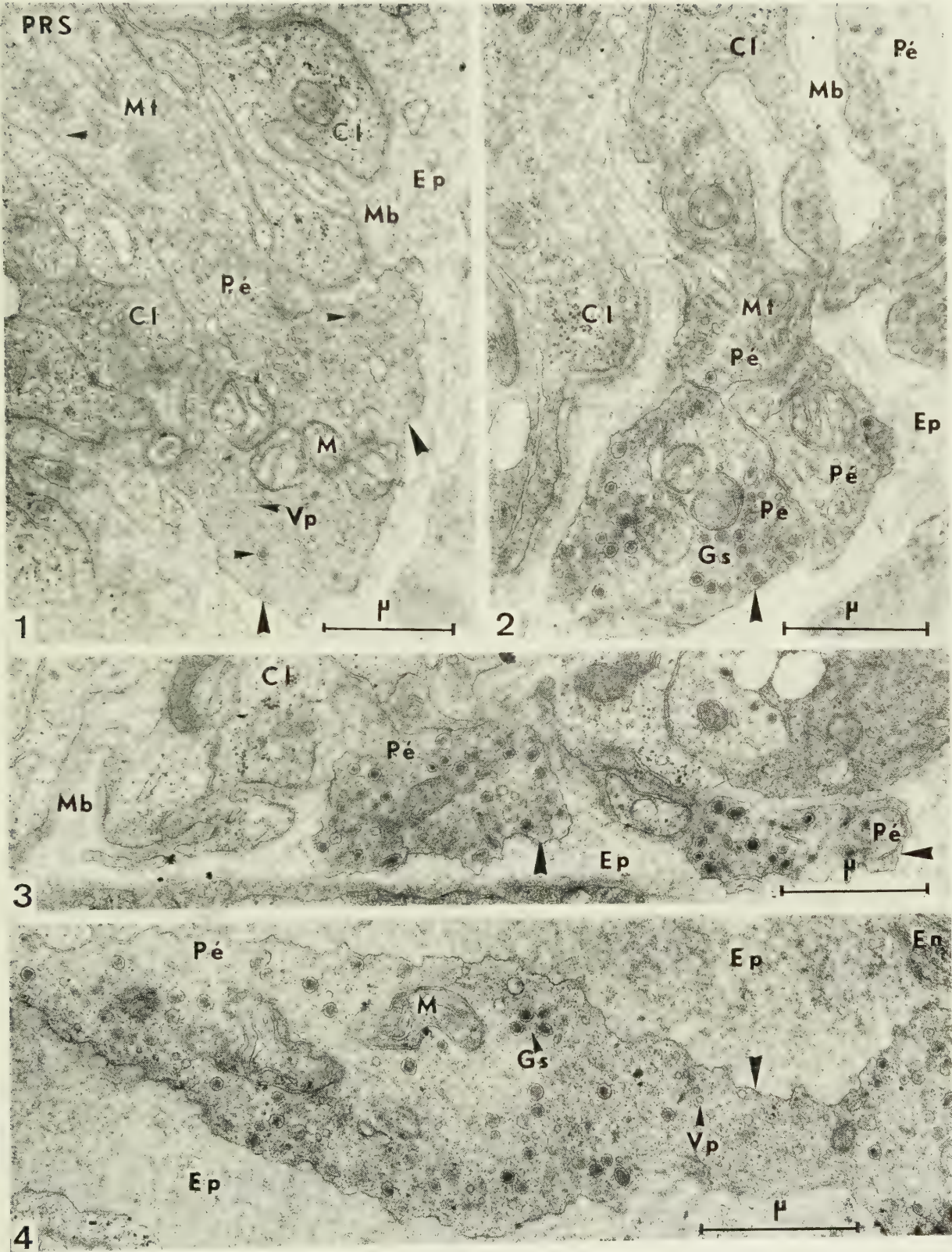
Trois pédicules (Pé) ont traversé la membrane basale (Mb), au même endroit. Remarques semblables à celles faites pour la figure 1.  
(CI : cellule "interstitielle"; Ep : espace péricapillaire; Mt : microtubules).

Fig. 3 - (X 24 500).

Au centre de la figure, un pédicule (Pé) perce la membrane basale (Mb), alors que celui de droite ne montre plus de contacts avec l'épithélium épiphysaire. Ils sont chargés de grains de sécrétion. Les flèches indiquent l'absence de membrane basale.  
(CI : cellule "interstitielle"; Ep : espace péricapillaire).

Fig. 4 - (X 27 000).

Un pédicule (Pé) de PRS, après avoir traversé la limitante basale, se renfle, puis se rétrécit et forme ensuite une dilatation terminale à proximité de l'endothélium (En) d'un capillaire. Les grains de sécrétion (Gs) sont abondants. La flèche indique l'absence de limitante basale. L'espace péricapillaire (Ep) est riche en éléments collagènes.  
(M : mitochondrie; Vp : microvésicules).







res ou de très rares cellules photoréceptrices, ce qui conduirait à une pluralité des éléments sensoriels comme cela a été antérieurement établi pour Lacerta. Cette conception, chez les Reptiles, a été très longue à ériger.

Ainsi (en fonction des données phylétiques actuelles), l'Oiseau ne peut montrer, que dans le meilleur des cas, une fonction photoréceptrice (au sens conventionnel) très résiduelle, mais, à ce sujet, n'existe, aujourd'hui, aucune preuve satisfaisante (cytologique ou électrophysiologique).

Enfin, Lauber, Boyd et Axelrod (1968) pensent que ni la rétine des yeux latéraux, ni le système sympathique ne sont essentiels pour le contrôle de la synthèse de l'HIOMT et en conséquence de la mélatonine épiphysaire de l'Oiseau (CHAPITRE V). Cette régulation des synthèses serait donc très différente de celle des Mammifères. Si ces faits se trouvent, ultérieurement, confirmés et si aucune innervation de régulation n'est à mettre en cause, une intervention directe de l'énergie rayonnante devra être envisagée. Bien qu'il paraisse, aujourd'hui, invraisemblable que le PRS soit apte à transmettre une excitation à des éléments nerveux, on devra, alors, se poser le problème de savoir si le segment externe rudimentaire n'a pas conservé une certaine forme de sensibilité, permettant de contrôler les propres synthèses du PRS. Cette hypothèse reste, cependant, très fragile et nécessite de nouvelles recherches anatomiques et biochimiques, en rapport avec l'environnement.



## CHAPITRE IV.

### DIFFERENCIATION ET REGRESSION DE L'INNERVATION SENSORIELLE ET DES CONNEXIONS SYNAPTIQUES DE TYPE RUBAN. INCIDENCES FONCTIONNELLES.

"Les problèmes relatifs à l'innervation de l'épiphyse sont très importants, mais surtout très complexes. Ils sont importants parce qu'ils sont étroitement liés aux diverses possibilités de fonction de l'épiphyse selon les groupes zoologiques. Ils le sont également pour connaître les modalités de contrôle du fonctionnement de la glande pinéale des Mammifères ainsi que pour confirmer ou infirmer l'existence d'un véritable complexe épithalamo-épiphysaire, ou savoir si la glande pinéale est indépendante anatomiquement et fonctionnellement des structures nerveuses sous-jacentes".

BUGNON et MOREAU (1964).

#### I. - DIFFERENCIATION DE L'INNERVATION SENSORIELLE (ORGANE PINEAL DE LAMPETRA PLANERI).

##### A - GENERALITES.

Dans l'INTRODUCTION, nous avons souligné l'importance des cellules ganglionnaires intraépiphysaires. Un photorécepteur ne transmet pas directement une excitation au système nerveux central, mais le relais est assuré par les cellules ganglionnaires qui (de la même façon que les cellules bipolaires des yeux latéraux) sont en connexion synaptique avec les photorécepteurs. Mais, dans la mesure où les photorécepteurs sont peu à peu remplacés par des photorécepteurs rudimentaires - comme nous venons de le démontrer chez des Reptiles et des Oiseaux -, il est très intéressant d'étudier le devenir des éléments récepteurs et conducteurs des excitations.

Depuis qu'une innervation du type autonome a été découverte chez les Sauropsidés (CHAPITRE VI), dont les terminaisons sont intraépiphysaires, il nous a paru plus rationnel de définir les différents systèmes d'innervation, à partir des cellules de la lignée sensorielle que nous considérons comme les éléments primordiaux de l'épiphyse. Pour nous (contraire-



PLANCHE XXXIII.

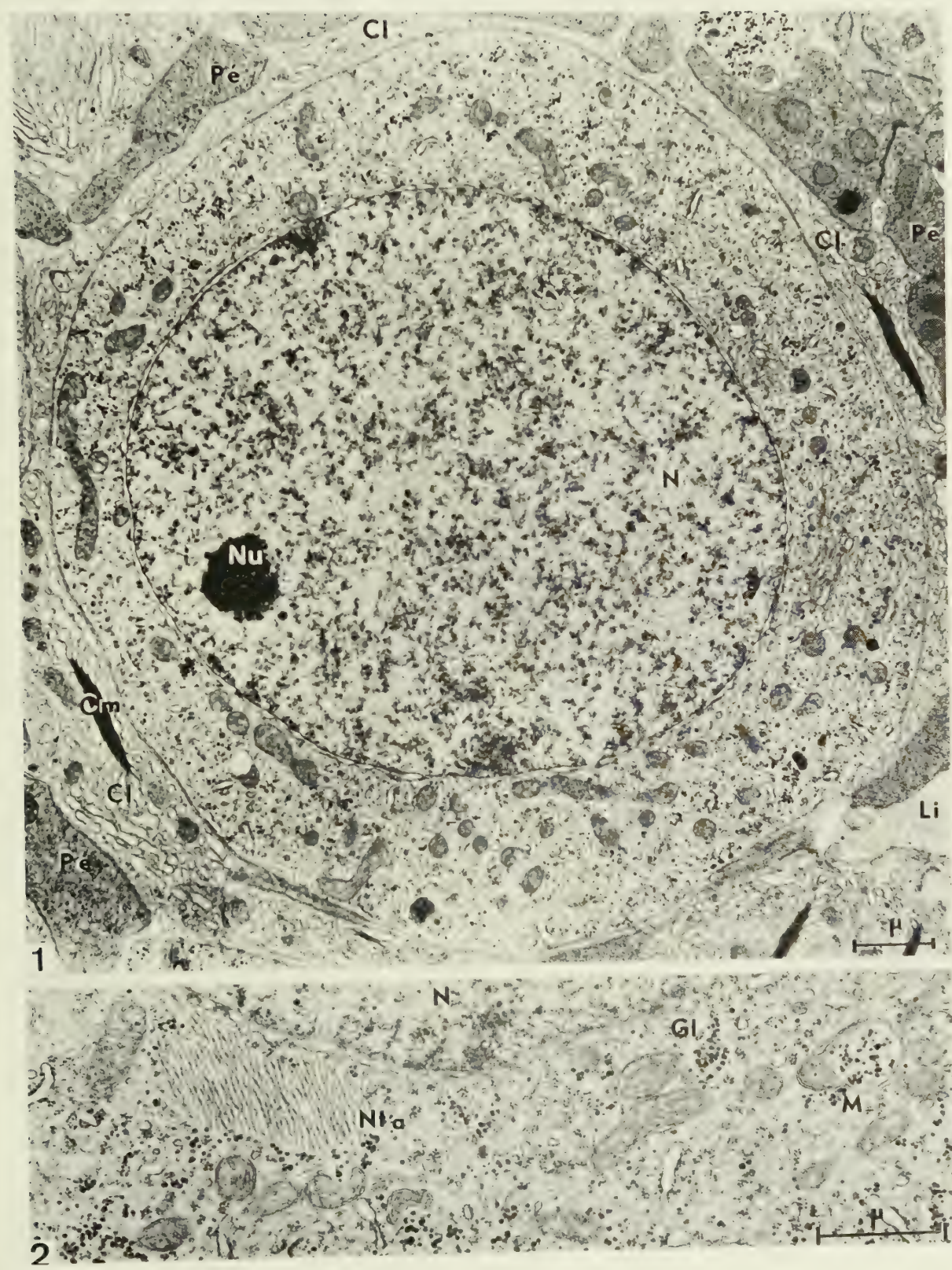
CELLULE GANGLIONNAIRE DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Adulte : 28 Mars (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 14 000).

Une cellule ganglionnaire est occupée par un noyau central (N), à nucléole (Nu), à chromatine fine. Le périkaryon, avec les organites classiques, ne permet pas ici d'observer le départ de prolongements. Son cytoplasme renferme des mitochondries, des dictyosomes périnucléaires, des éléments filamenteux, des particules de glycogène et quelques saccules ergastoplasmiques. L'enveloppe nucléaire est criblée de pores. A la périphérie du périkaryon, les cellules "interstitielles" (CI) à corps myéloïdes (Cm) constituent, pour la cellule ganglionnaire, une capsule. Les pédicules synaptiques des photorécepteurs (Pé) apparaissent en sombre. En bas, à gauche, une lacune intercellulaire (Li).

Fig. 2 - Adulte; 28 Mars (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 22 000).

A proximité du noyau (N) d'un périkaryon : un faisceau de microtubules (Nta). Le glycogène (Gl) est abondant. Une mitochondrie (M) est caractérisée par une vacuole glycogénique.







ment à d'autres auteurs), les cellules ganglionnaires et leurs axones - qui sortent de l'épiphysse pour pénétrer dans l'épithalamus - constituent l'innervation efférente. Les fibres de type autonome qui se terminent dans les espaces périvasculaires ou au contact des cellules épiphysaires constituent l'innervation afférente (CHAPITRE VI).

Il existe de nombreuses recherches (Ariëns Kappers, 1960; 1965; 1966; 1967), en microscopie optique, relatives à l'innervation efférente. La microscopie électronique n'a permis la mise en évidence des cellules ganglionnaires que dans un nombre restreint d'espèces : Poissons (Rüdeberg, 1966; 1968 a; 1969 b), Batraciens (Oksche et von Harnack, 1962, 1963; Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963; 1965 a, c; Ueck, 1968 b). De telles cellules sont encore reconnues dans l'oeil pariétal des Lézards (Eakin et Westfall, 1960; Eakin, 1964; Petit, 1968; Collin, non publié : chez Lacerta muralis). Leur abondance est signalée dans l'épiphysse d'un Chélonien (Vivien, 1964 b). Leur rareté est évidente chez des Lacertiliens (Collin et Ariëns Kappers, 1968; Petit, 1969 pour l'organe pinéal). Dans le but de rechercher les étapes d'une régression qualitative des cellules ganglionnaires chez les Sauropsidés, nous avons choisi Lampetra planeri. Ce matériel, très propice aux études sur les éléments ganglionnaires (CHAPITRE II), doit permettre d'apporter un certain nombre d'éléments précieux, dans le cadre de la différenciation et de la régression de l'innervation efférente.

## B - LE CORPS CELLULAIRE DES CELLULES GANGLIONNAIRES.

Les prolongements des cellules "interstitielles", à vacuoles cristallines et corps myéloïdes (Pl. XXXIII, 1), constituent une capsule, plus ou moins continue, pour les périkaryons. Un contact direct a rarement été constaté entre le périkaryon et les terminaisons basales sensorielles, de sorte que des connexions synaptiques directes n'ont pu être décelées.

Le noyau, grossièrement sphérique, est le plus développé et le plus clair de tous les types cellulaires. Il apparaît régulier et dépourvu d'indentations. Le nucléole, très dense, est situé excentriquement. Une chromatine fine et dispersée se présente en réseau, particulièrement net sur les préparations optiques. L'enveloppe nucléaire montre, assez fréquemment, des pores diaphragmés (Pl. XXXIV, 2, 3; Pl. XXXV, 2). L'épaisseur de l'intervalle entre les deux feuillets de l'enveloppe nucléaire subit des variations, par suite de la présence de citernes plus ou moins développées (Pl. XXXV, 1).

Dans le périkaryon, le neuroplasma (Pl. XXXIII, 1) très clair constitue une autre caractéristique, particulièrement évidente, après coloration au bleu de toluidine (CHAPITRE II). Mais, cette propriété subsiste après l'action des contrastants pour la microscopie électronique.

Ergastoplasme, polysomes et reticulum endoplasmique sont présents partout. Les corps de Nissl ne constituent pas d'accumulations importantes de saccules ergastoplasmiques (Pl. XXXIV, 1). Les observations optiques ont permis de déceler que certaines cellules ganglionnaires se distinguent par un aspect vacuolaire. Ce fait s'explique, ici, par la présence dans le neuroplasma, de citernes parfois très dilatées appartenant au reticulum, et assez souvent en relation avec l'enveloppe nucléaire (Pl. XXXV, 1). Elles représentent, vraisemblablement, un état physiologique particulier. Dans la majorité des cellules nerveuses, l'aspect habituel de l'ergastoplasme, plus ou moins riche en ribosomes, se maintient. Sur la figure 2, Pl. XXXV, de longs saccules bordés de ribosomes, sont en rapport avec la membrane nucléaire. Ici et là, se rencontrent, dans le neuroplasma, des polysomes. Certains périkaryons montrent des protubérances périphériques, emplies de vésicules lisses, appartenant - de toute vraisemblance - au reticulum. Ces mamelons se retrouvent dans le cône d'émergence (Pl. XXXVI, 1) des prolongements et dans les axones du tractus pinéal.

L'appareil de Golgi, constitué de nombreux dictyosomes isolés, borde en général le noyau (Pl. XXXV, 3, 4). Chaque dictyosome présente l'aspect classique. Souvent, au niveau des prolongements, il faut noter une polarité de ces organites : les saccules se trouvent

PLANCHE XXXIV.

CELLULE GANGLIONNAIRE DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète (L = 15,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 20 000).

Corps de Nissl peu développé dans un péricaryon. Le hyaloplasme est parsemé de polyso-  
mes et de particules de glycogène.

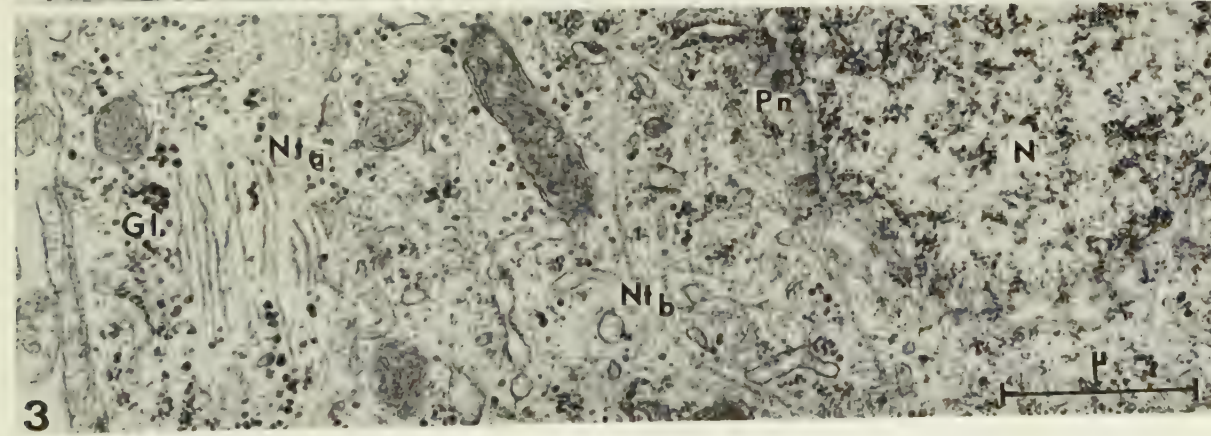
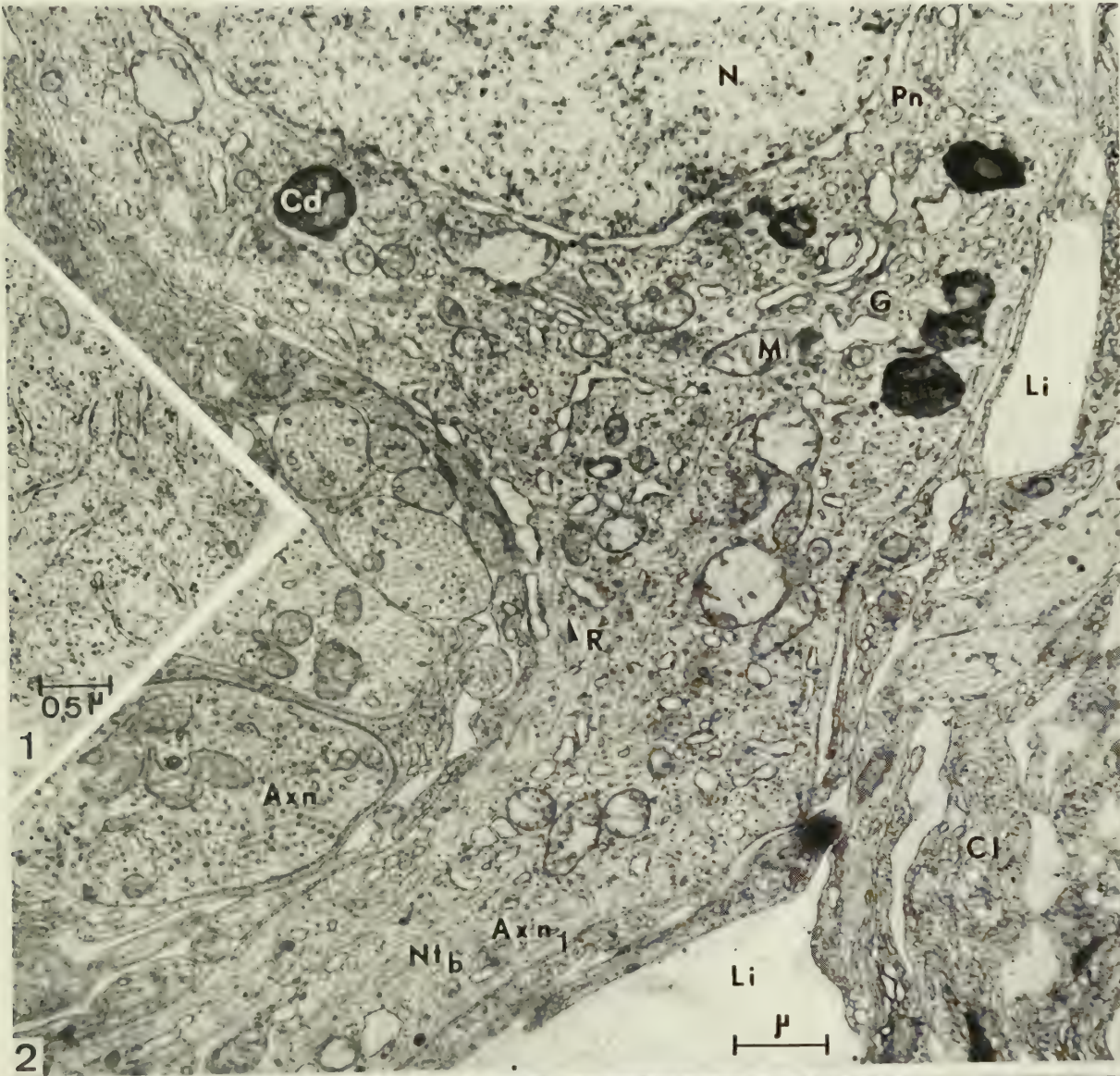
Fig. 2 - Ammocète (L = 14 cm); 25 Novembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 13 500).

Cône d'émergence axonique. La cellule ganglionnaire, avec son noyau (N) clair à enveloppe  
perforée de pores (Pn), montre un péricaryon riche en organites cellulaires : dictyosomes  
périnucléaires (G), corps denses (Cd : lipofuchsines ?), mitochondries (M), vésicules et  
sacculs plus ou moins bordés de ribosomes. Au départ de l'axone (Axn<sub>1</sub>), on trouve des  
ribosomes libres ou groupés en polysomes (R) et des vésicules. Les neurotubules (Ntb)  
se groupent en faisceaux parallèles au grand axe de l'axone.  
D'autres axones (Axn) sont sectionnés transversalement.  
(CI : cellule "interstitielle"; Li : lacune intercellulaire).

Fig. 3 - Ammocète (L = 13,5 cm); 28 Mars (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 26 500).

Présence de deux types de neurotubules dans le péricaryon (Nt<sub>a</sub> et Nt<sub>b</sub>).  
(Gl : glycogène; N : noyau; Ph : pores nucléaires).









alors grossièrement orientés, selon l'axe du prolongement. A l'extrémité des saccules golgiens, bourgeonnent des vésicules qui se densifient progressivement (Pl. XXXV, 4). On assiste dans un certain nombre de cas à la genèse de grains denses. La densification du coeur des grains (limités par une membrane unitaire) s'opère à proximité des dictyosomes. Les mécanismes de genèse des grains (850 Å de diamètre moyen) sont donc très voisins de ceux décrits pour les cellules de la lignée sensorielle (CHAPITRE V). De tels grains émigrent dans les périkaryons, mais aussi dans les prolongements (Pl. XXXVI, 2). Ils sont identifiés dans les extrémités dendritiques et dans les prolongements axoniques. Les cellules nerveuses sont généralement pauvres en grains denses : nous n'avons jamais vu de concentration. La nature des grains, dans l'état actuel de nos recherches, demeure hypothétique (voir discussion).

Parmi les autres constituants cellulaires, il faut faire remarquer la présence de corps multivésiculaires associés, fréquemment, aux dictyosomes (Pl. XXXV, 4), celle de corps denses (Pl. XXXV, 3) à contenu plus ou moins homogène (lysosomes) et de corps très denses (lipofuchsiniques ?) (Pl. XXXIV, 3).

Le chondriome est bien représenté dans le périkaryon (Pl. XXXIII, 1), au départ des prolongements (Pl. XXXIV, 2; Pl. XXXVI, 1), et dans les prolongements. Les mitochondries, éparées, apparaissent de taille réduite, lorsqu'elles sont comparées à celles qui appartiennent aux ramifications du pédicule synaptique des cellules sensorielles. Les invaginations internes présentent souvent un aspect tubulaire. Certaines mitochondries offrent des particularités, à savoir qu'elles contiennent une vésicule interne. Une vésicule intramitochondriale est limitée par une membrane unitaire, en apposition avec le feuillet externe de l'enveloppe mitochondriale (Pl. XXXIII, 2; Pl. XXXV, 3). L'intervalle, séparant la membrane unitaire et le feuillet externe, est d'épaisseur variable, parfois largement dilaté (Pl. XXXVI, 1). L'intérieur de la vacuole intramitochondriale peut être vide, ou encore plus ou moins rempli de particules de glycogène (Pl. XXXIII, 2; Pl. XXXVI, 1). Les mécanismes de genèse d'une telle accumulation n'ont pas reçu de preuves définitives (voir discussion). Dans les cellules à corps résiduels (CHAPITRE II), les mitochondries peuvent présenter un aspect semblable.

Le glycogène neuroplasmique abonde (Pl. XXXV; Pl. XXXVI, 1; Pl. XLI, 2). La rapidité de fixation, nécessaire à la mise en évidence du glycogène du système nerveux, a facilité une bonne conservation. Les recherches histochimiques (Collin et Meiniel, 1968 b) avaient permis de noter que le glycogène est localisé dans toute la cupule sensorielle. Il se présente sous forme de particules isolées ou alors groupées en rosettes et plages d'importance variable, localisées dans les prolongements. Dans les axones du tractus pinéal, il s'agit, le plus souvent, de particules isolées et les réactions histochimiques sont également positives, à ce niveau. De telles particules n'ont jamais été trouvées, associées à des systèmes de saccules organisés - comme c'est le cas des corps et "Nebenkerne" glycogéniques de Lacerta et Tarentola. Dans les prolongements axoniques et surtout au niveau des cônes d'émergence (Pl. XXXVI, 1), cette réserve énergétique forme des plages importantes.

Des saccules aplatis (ou "subsurface cisterns"), périphériques et attenants à la membrane neuroplasmique, sont observés au niveau des périkaryons et des cônes d'émergence des prolongements. Deux feuillets, appartenant à la même membrane repliée sur elle-même, sont étroitement accolés entre eux, mais aussi à la membrane plasmique (Pl. XXXV, 1, 2). L'accrolement avec la membrane neuroplasmique est étroit, même aux endroits où cette limite s'infléchit. Du côté du périkaryon, aucune polarité de tel ou tel organite (vésicules ?) n'est à signaler. Les "subsurface cisterns" (= SSC) sont régulièrement en face des cellules "interstitielles" de type épendymaire. De la même façon, les cellules "interstitielles" ne présentent pas de différenciation quelconque. De plus, en face de tels saccules, peut se rencontrer une lacune intercellulaire, significative d'une absence de contact étroit (Pl. XXXV, 1, 2). Souvent, se remarquent, aux extrémités des SSC, des dilatations en citernes (Pl. XXXV, 1, 2) dont les membranes sont bordées de particules, semblables aux ribosomes. Il existe probablement une filiation entre les "SSC" et les citernes ergastoplasmiques. Un tel rapprochement est suggéré par les dilatations subsistantes aux extrémités des "SSC" et la présence de particules semblables aux ribosomes, attachées aux membranes. On devrait alors imaginer un aplatissement des citernes au contact de la membrane neuroplasmique.

PLANCHE XXXV.

CELLULES GANGLIONNAIRES DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète (L = 14 cm); 2 Février (matin); Gl-Os.  
(X 14 500).

Noyau et péricaryon d'une cellule ganglionnaire. Remarquer les relations entre certaines citernes ergastoplasmiques (Ce) et l'enveloppe nucléaire (Mn). Une "subsurface cistern" (Ssc), à renflements latéraux, est située en face d'une cellule "interstitielle" (CI).

Fig. 2 - Ammocète (L = 14,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os.  
(X 20 000).

Relations entre l'ergastoplasme (Er) et l'enveloppe nucléaire (noyau = N). Observer sur les membranes ergastoplasmiques, des ribosomes (R). Une "subsurface cistern" (Ssc) est séparée d'une cellule "interstitielle" (CI) par une lacune intercellulaire (Li).

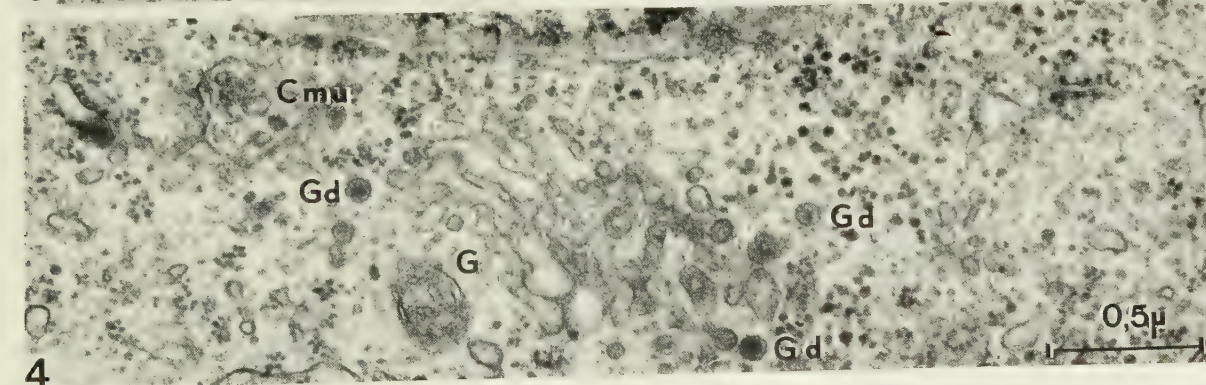
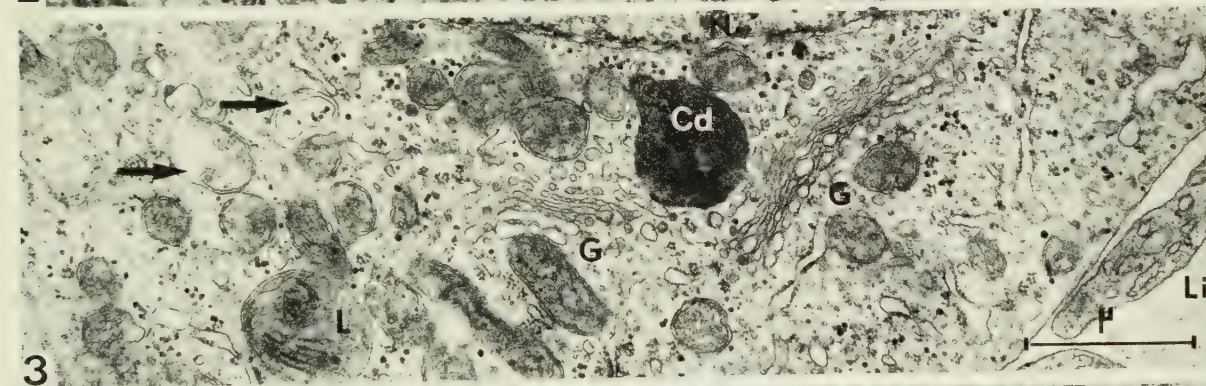
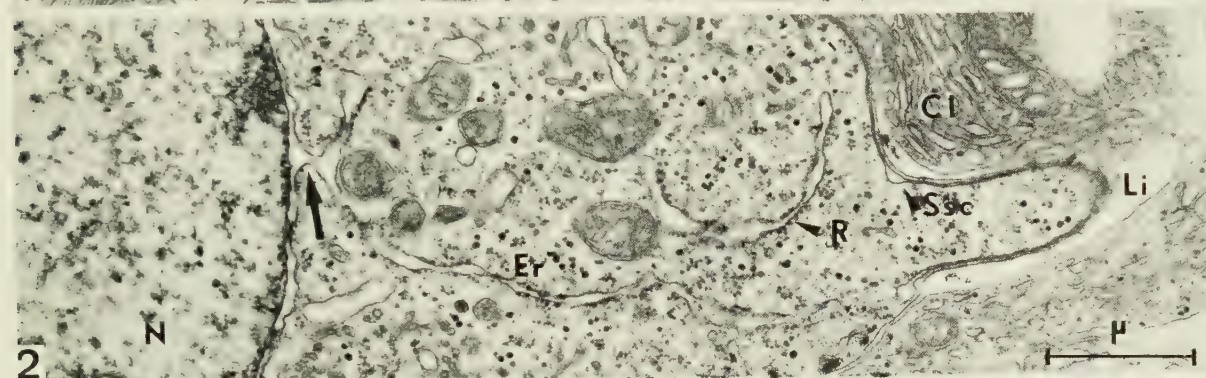
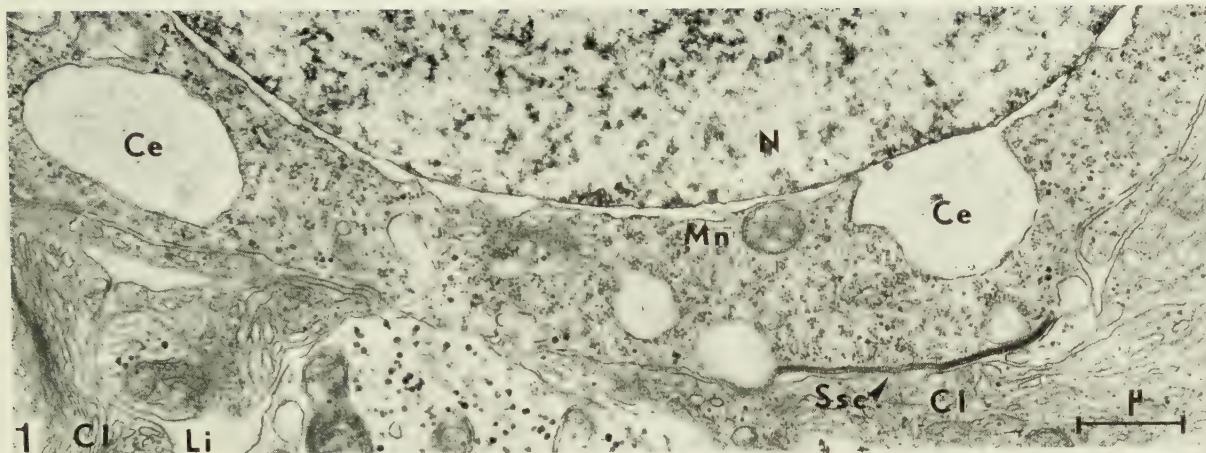
Fig. 3 - Adulte, 2 Février (matin); Gl-Os.  
(X 23 000).

Péricaryon et noyau (N) d'une cellule nerveuse dont on distingue des dictyosomes (G), un lysosome (L) et les corps (Cd) très denses (lipofuchsinés ?). Les flèches indiquent la présence de vacuoles intramitochondriales. La flèche du bas montre que de telles vacuoles pourraient se former par dilatation d'une crête. Celle du haut indique que la vacuole est entourée par une membrane unitaire indépendante de la membrane externe mitochondriale; elle renferme de rares particules de glycogène.  
(Li : lacune intercellulaire).

Fig. 4 - Ammocète (L = 14 cm); 2 Février (matin); Gl-Os.  
(X 42 000).

Dans un péricaryon, un dictyosome (G) présente des signes d'activité sécrétoire. La genèse de grains denses (Gd), par bourgeonnement des saccules golgiens, est évidente. La maturation (densification) des grains se fait rapidement, après isolement des saccules. A









Les structures filamenteuses sont bien développées dans les périkaryons (Pl. XXXIII, 2; Pl. XXXIV, 3) et les prolongements (Pl. XXXVI, 1). Il s'agit des neurotubules et des neurofilaments. Parmi les neurotubules (240 Å de diamètre moyen), se distinguent deux sortes, dans le cytoplasme du corps cellulaire. Le premier type (Nta) a un contenu plus dense que le deuxième type (Ntb) (Pl. XXXIII, 2; Pl. XXXIV, 3).

Les neurotubules denses apparaissent plus courts et constituent des faisceaux, assez importants dans les périkaryons. Les autres existent, aussi bien dans les périkaryons que dans les prolongements. Les faisceaux du premier type sont à proximité du noyau ou encore en bordure de la cellule. Dans les périkaryons, les neurotubules du deuxième type sont le plus souvent isolés et ne présentent pas d'orientation particulière.

## C - PROLONGEMENTS DENDRITIQUES ET AXONIQUES DANS LA RETINE (CUPULE SENSORIELLE).

Les techniques de fixation utilisées (glutardialdéhyde-OsO<sub>4</sub>) permettent une bonne reconnaissance des prolongements. Les Planches XXXIV, 2; XXXVI, 1; XLI, 2 montrent plus particulièrement leurs cônes d'émergence.

Sur la Planche XLI, 2 se reconnaissent trois prolongements émanant, probablement, de la périphérie d'un périkaryon. Deux prolongements dendritiques offrent des contacts avec les ramifications basales des photorécepteurs. Dans ce cas particulier, une dendrite s'articule avec trois prolongements basaux de cellules sensorielles (ou bien encore, avec plusieurs ramifications basales d'un même photorécepteur ?). Néanmoins, le fait que les cellules nerveuses soient moins nombreuses que les photorécepteurs, laisse supposer qu'une même cellule ganglionnaire pourrait connecter plusieurs pieds de photorécepteurs. Dans les terminaisons des éléments sensoriels, les rubans synaptiques présentent une localisation somato-dendritique (Pl. XLI, 2). Le troisième prolongement, appartenant à la cellule nerveuse, est vraisemblablement de nature axonique : il ne montre que des contacts, mais pas de synapses avec des prolongements basaux de photorécepteurs. Cette électronographie confirme et précise les observations faites, en microscopie optique, à savoir la nature multipolaire des cellules nerveuses (Tretjakoff, 1915; Collin, 1969 a).

Les prolongements dendritiques seront brièvement étudiés, à cause de la mise en place de leurs constituants, lors de l'étude de la région postsynaptique. Au point d'émergence des périkaryons, ils sont riches en neurotubules, mais, dans les zones terminales, les structures filamenteuses sont absentes. Si un prolongement dendritique (Pl. XLI, 2) peut innervier plusieurs photorécepteurs (voir précédemment), il est encore fréquent (Pl. XLI, 1) de rencontrer plusieurs terminaisons dendritiques entrant en connexion avec un même prolongement de photorécepteur. Les extrémités dendritiques (Pl. XLI, 1) sont véritablement marquées par les plages de glycogène. Nous avons réussi à mettre en évidence une zone de densification postsynaptique (en face des rubans synaptiques).

Le prolongement axonique (Pl. XXXIV, 2; Pl. XXXVI, 1) apparaît dilaté au départ du périkaryon et assez souvent riche en polysomes. Comme pour les prolongements dendritiques il se suit sur une distance relativement courte, à cause de son trajet sinueux. Il comprend des plages importantes de glycogène, des ribosomes, des mitochondries qui s'orientent longitudinalement (Pl. XXXVI, 1). La Planche XXXVI, 1 montre encore une mitochondrie à particules glycogéniques. Les microtubules sont nombreux et à orientation stricte (Pl. XXXIV; Pl. XXXVI, 1). Des grains denses, vraisemblablement d'origine golgienne apparaissent. Il est fréquent d'observer des protubérances à vésicules lisses (Pl. XXXVI, 1), comme elles ont été signalées au niveau des périkaryons. Dans la zone plexiforme (= zone des synapses), se rencontrent de nombreuses sections de prolongements, de diamètre réduit, mais il est délicat de les différencier en temps qu'axone ou région (moyenne ou proximale) dendritique. C'est surtout dans la partie caudale de la cupule que se remarque un groupement d'axones en



PLANCHE XXXVI.

CELLULE GANGLIONNAIRE DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Adulte; 28 Janvier (matin); Gl-Os-Ph.

(X 24 000).

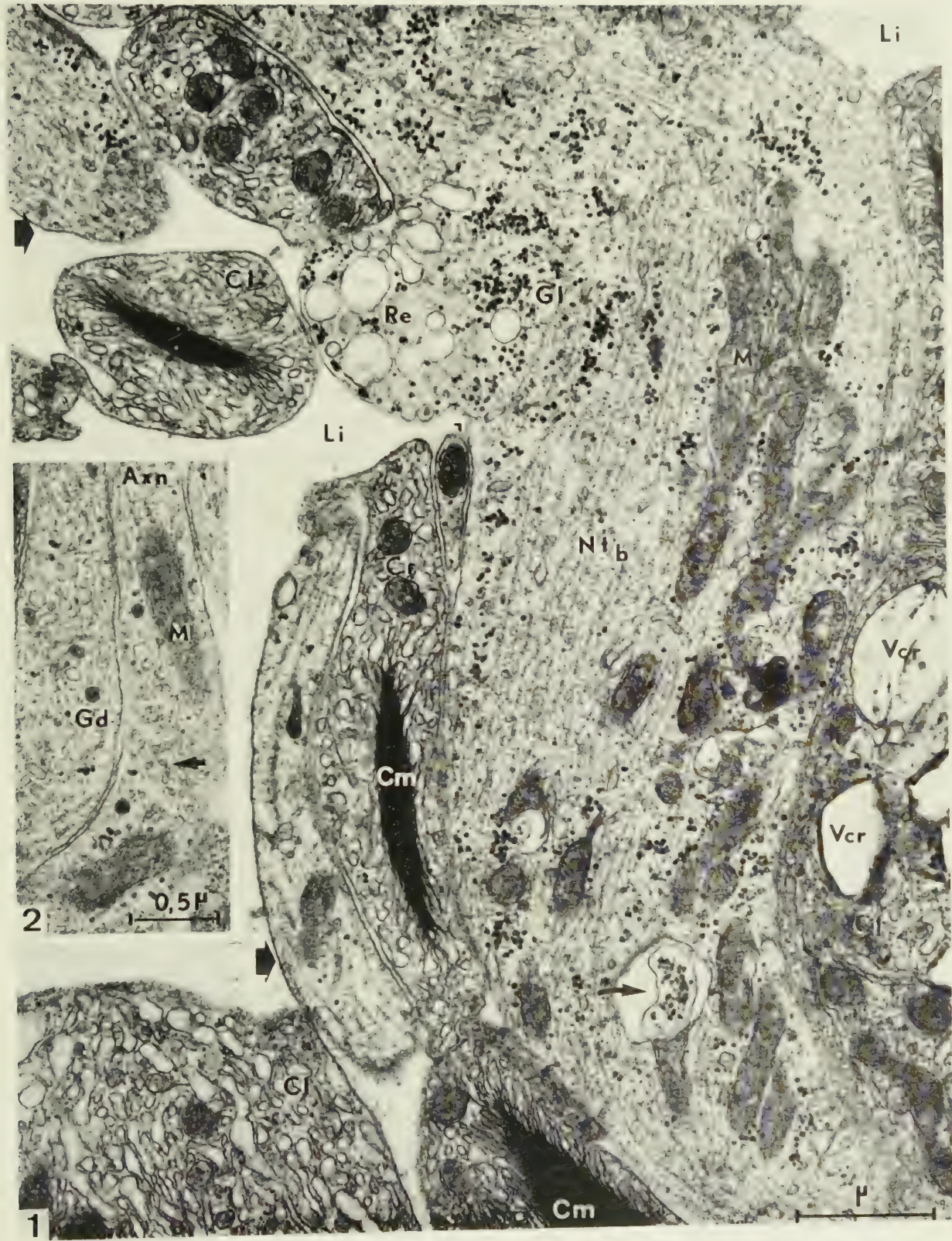
Après le cône d'émergence d'un axone présumé, une protubérance est riche en vésicules lisses (Re), appartenant au reticulum. L'axoplasme est abondamment pourvu de glycogène (Gl). Les microtubules (Nt<sub>b</sub>) et les mitochondries s'orientent selon le grand axe du prolongement. Des corps myéloïdes (Cm) et des vacuoles cristallines (Vcr) appartiennent aux cellules "interstitielles" (CI). Les lacunes intercellulaires (Li) sont plus ou moins développées à la base de la cupule. Deux grosses flèches indiquent des prolongements, non identifiés, de cellules ganglionnaires. Dans l'axone, remarquer une vésicule glycogénique intramitochondriale (petite flèche courbe).

Fig. 2 - Ammocète (L = 14 cm; 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.

(X 30 000).

Dans les axones nus (Axn) du tractus pinéal (en coupe longitudinale) sont répandus des grains denses (Gd = 850 Å, diamètre moyen) et des microvésicules (300 Å, diamètre moyen) indiquées par une flèche.

(M : mitochondrie).







faisceaux, dont le diamètre correspond à celui des fibres du tractus pinéal (Pl. XXXVII, 1).

#### D - LE TRACTUS PINEAL.

En coupe transversale (Pl. XXXVIII), il montre un important contingent d'axones amyéliniques (comparaison faite avec d'autres organes pariétaux : Eakin et Westfall, 1960; Oksche et Vaupel-von Harnack, 1965; Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1968). Il existe soit un tractus unique, soit plusieurs troncs individualisés, dont l'un est de diamètre plus élevé : on parlera de tronc primaire (diamètre le plus élevé) et de troncs secondaires (pour ceux qui contiennent un nombre plus réduit de fibres).

Bien que nous n'ayons pas encore démontré, expérimentalement, l'origine de telles fibres, il paraît logique d'admettre (voir discussion) qu'un grand nombre de ces éléments représentent les axones des périkaryons précédemment étudiés. Au moment où ils abordent le tractus, les axones sont grêles (Pl. XXXVII, 1). Les coupes longitudinales (Pl. XXXVII, 2) permettent de reconnaître les structures classiques de l'axoplasme. Il s'agit des éléments filamenteux (neurotubules et neurofilaments). Les particules de glycogène, groupées parfois en rosettes réduites, sont le plus couramment isolées et éparées. Les mitochondries sont régulièrement orientées dans le sens longitudinal. Les grains denses (Pl. XXXVI, 2) de 850 Å se rencontrent ici et là, mais ne forment jamais de concentration. Des protubérances à vésicules lisses (voir le cône d'émergence des axones) sont visibles par endroits, de même que des amas (Pl. XXXVI, 2) de microvésicules (300 Å). Les recherches conduites, en microscopie électronique, dans les régions rostrales et moyennes du tractus pinéal n'ont pas permis de rencontrer des fibres myélinisées. C'est, d'ailleurs, la même chose au niveau de la cupule sensorielle. Toutes les fibres étaient amyéliniques. Les coupes ultrafines transversales du tractus, effectuées uniquement chez l'Ammocète, confirment nos observations plus anciennes (Collin et Meinier, 1968 a; Collin, 1968 d) et les précisent. Trois types d'éléments se distinguent : les cellules satellites, les cellules à corps résiduels (CHAPITRE II) et, enfin, les faisceaux d'axones (Pl. XXXVIII). Le tractus pinéal est cerné par une limitante basale, contre laquelle s'appliquent, du côté externe, de nombreuses fibres collagènes (Pl. XXXVIII). La localisation des corps cellulaires, des éléments satellites et des cellules à corps résiduels, paraît être assez rigoureuse chez l'ammocète. Les cellules satellites très denses, à noyau pourvu de nombreuses indentations et à cytoplasme riche en filaments et ribosomes, s'appliquent contre la limitante basale et envoient des prolongements à l'intérieur du tractus (Pl. XXXVIII). Au centre du tractus, se trouvent, selon le niveau des coupes, une à plusieurs cellules à corps résiduels, dont le corps cellulaire diffère de celui des cellules ganglionnaires, par ses affinités plus marquées pour le bleu de toluidine et l'acétate d'uranyle - citrate de plomb, et surtout par la présence des corps résiduels (Pl. XXXVIII). Dans les interstices de ces cellules, les axones sont groupés en faisceaux (Pl. XXXVIII). Nous avons pu estimer la quantité d'axones amyéliniques, grâce à des reconstitutions dont le grossissement est de 18 000. Ainsi, dans le tractus de la Planche XXXVIII, 617 fibres amyéliniques sont dénombrées. Ici, n'a pas été trouvé de tronc secondaire. Par contre, le nerf pinéal d'une seconde Ammocète comprend deux troncs indépendants. L'un, le plus important, est composé de 615 fibres amyéliniques (tronc primaire) et l'autre en contient un nombre réduit : 19 (tronc secondaire). Ce deuxième tronc comprend également des cellules à corps résiduels et satellites. Si l'on en juge aux coupes semifines, réalisées sur d'autres individus, il semble, d'après les variations de taille, qu'il existe des différences dans la répartition des fibres des troncs primaires et secondaires. Le tronc principal est souvent aplati dorso-ventralement. Celui de la Planche XXXVIII a une largeur de 42  $\mu$  et une hauteur de 23  $\mu$ . Le plus gros tronc d'une seconde Ammocète atteint comme dimensions : longueur = 37  $\mu$  et hauteur = 22  $\mu$ ; le plus petit tronc a un diamètre de 8  $\mu$ . Le tractus pinéal présente sur son parcours des constriction qui peuvent être importantes. Enfin, les axones amyéliniques atteignent des dimensions variables (de 0,25  $\mu$  à 1,5  $\mu$  de diamètre).

PLANCHE XXXVII.

AXONES DE L'ORGANE PINEAL DE LAMPETRA PLANERI.

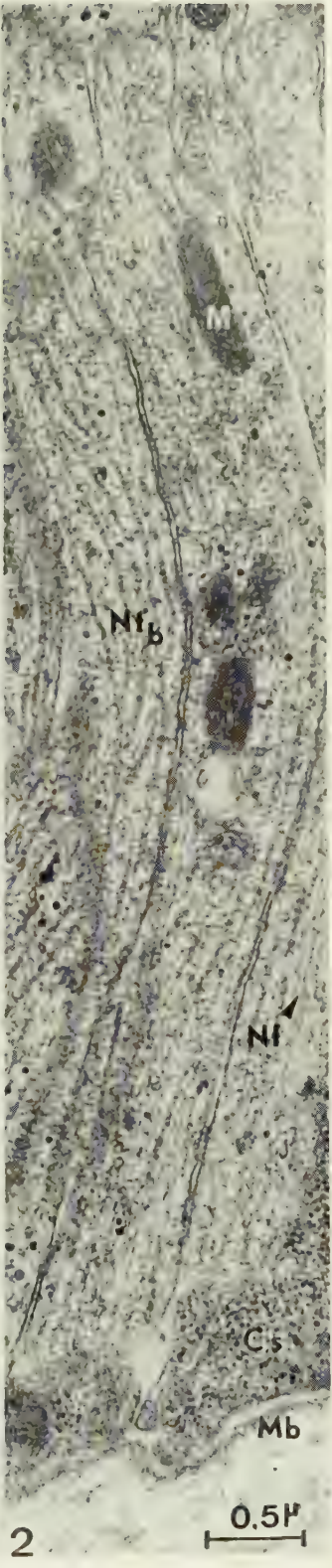
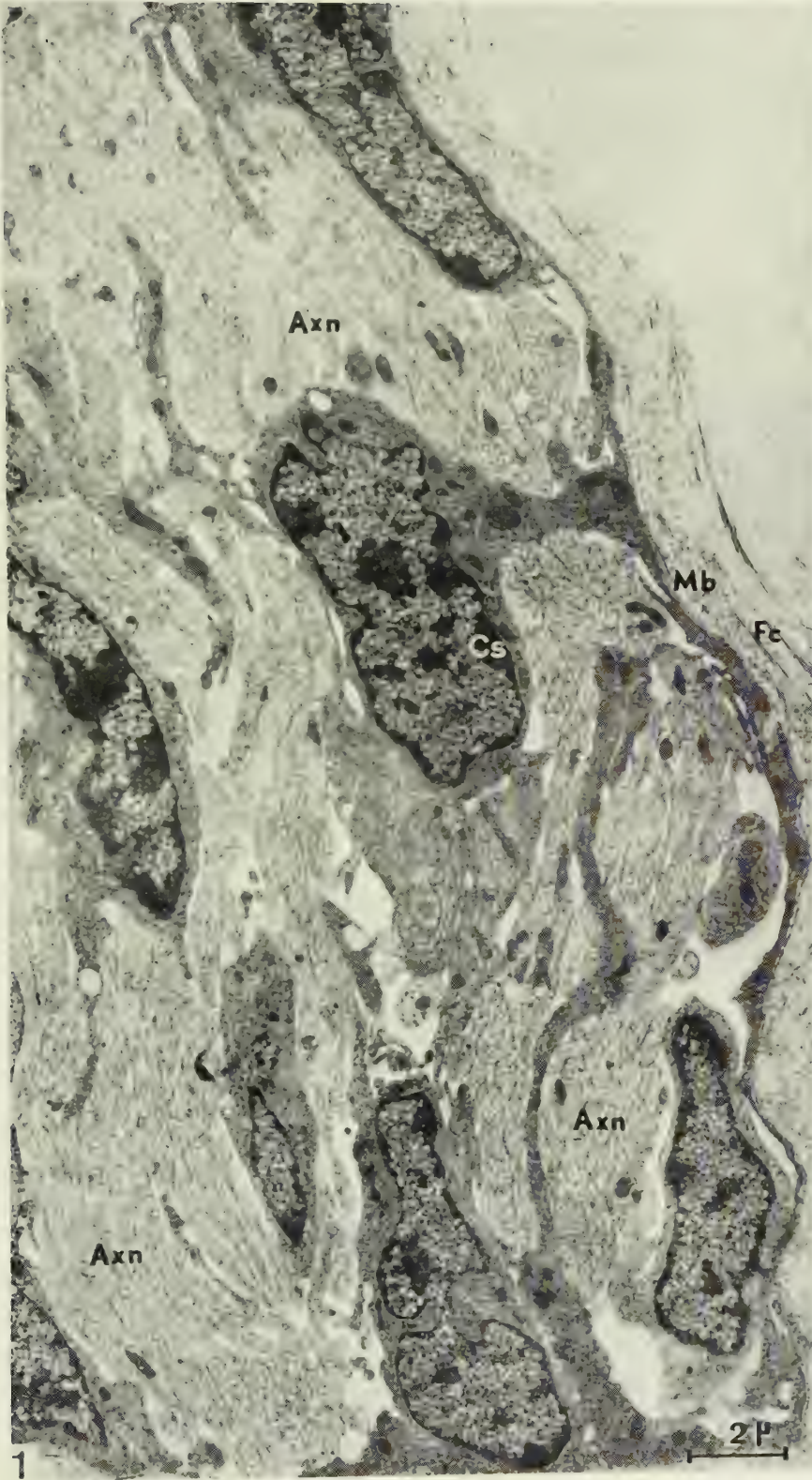
Fig. 1 - Ammocète (L = 15,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 7 000).

Avant le point d'émergence du tractus pinéal, remarquer les nombreux axones amyéliniques (Axn) intraépiphysaires et les cellules satellites (Cs). Des fibres collagènes (Fc) s'appliquent contre la membrane basale (Mb).

Fig. 2 - Ammocète (L = 14,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 27 000).

Coupe longitudinale dans le tractus pinéal. Une cellule satellite (Cs) bordante a un cytoplasme dense, riche en ribosomes. Dans les axones nus, on reconnaît des neurotubules (Nt<sub>b</sub>), des neurofilaments (Nf), des mitochondries (M) et des particules éparses de glycogène.









## E - DISCUSSION.

L'identification des cellules ganglionnaires épiphysaires est délicate. En effet, dans un matériel reconnu comme sensoriel et voisin des Cyclostomes, elles ne sont pas toujours démontrées avec certitude (Eakin et Coll., 1963; Kelly et Smith, 1964; Rudeberg, 1969 b) ou bien encore elles ne sont pas vues (Kelly, 1965; Oksche et Kirschstein, 1967; Rudeberg, 1968 b). Les contrastes, créés par les techniques utilisées, permettent chez Lampetra la mise en évidence du système efférent et en conséquence un ensemble de caractères se rapportant aux neurones en général. L'échec, enregistré par certains auteurs, pourrait tenir du fait que le nombre de cellules ganglionnaires est relativement restreint par rapport aux autres types cellulaires, ou bien encore qu'elles sont concentrées dans des zones bien précises, n'ayant pas toujours été examinées. L'organe pinéal de Lampetra n'échappe pas à cette règle du nombre plus important des photorécepteurs, par rapport à celui des cellules ganglionnaires. C'est dans la région caudale de la rétine que se trouvent le plus fréquemment, les périkaryons. Des populations importantes de cellules à corps résiduels existent encore dans cette même région, mais des confusions avec des cellules ganglionnaires ne sont plus possibles. L'examen a porté ici sur plus de cent corps cellulaires d'éléments ganglionnaires. Les Lamproies utilisées étaient généralement envasées avant le sacrifice. Il semblerait qu'elles aient été peu exposées à la lumière, et apparemment juste avant la mort. Cela pourrait peut-être expliquer que les cellules ganglionnaires aient été peu stimulées. La stimulation ne pourrait (?) s'identifier qu'au niveau des connexions synaptiques. Des Lamproies, placées dans des situations expérimentales variées, devraient apporter des renseignements précieux sur l'ultra-structure en rapport avec la fonction, tant au niveau des cellules ganglionnaires que des cellules "interstitielles" à vacuoles cristallines et des photorécepteurs.

Le problème des connexions de type ruban entre les photorécepteurs et les cellules nerveuses sera discuté ultérieurement.

A propos d'un système afférent hypothétique (d'origine épithalamique et empruntant le tractus pinéal), n'ont pas été définies de synapses, pouvant le justifier. Un second type de connexion, chez les Anoures ("subsynaptic cistern" de Kelly et Smith, 1964), ne reçoit pas d'appui dans nos recherches. Des formations voisines sont rencontrées dans les cellules "interstitielles" (Collin et Meiniel, 1968 b), mais, de la même façon que les "subsurface cisterns" (= SSC) des cellules ganglionnaires, elles ne permettent, en aucun cas, de définir des synapses. De plus, l'hypothèse de "feed-back terminations", conjecturée par Kelly et Smith (1964), ne peut être encore confirmée par la présence d'extrémités nerveuses différentes des extrémités dendritiques des cellules ganglionnaires intraépiphysaires.

Les SSC qui sont fréquentes dans les éléments nerveux, ont été vues récemment dans les cellules ganglionnaires de la rétine de Lapin (Radnot et Lovas, 1968). En dehors de nos observations, rien de nouveau n'est à verser à leur compte, concernant leur rôle. Il faut se référer aux discussions d'autres auteurs (Rosenbluth, 1962; Radnot et Lovas, 1968).

Il n'existe pas, dans les périkaryons, un développement très important des corps de Nissl. S'agit-il d'un caractère spécifique de la cellule ganglionnaire, ou bien les conditions d'étude sont-elles à mettre en cause (voir précédemment) ? Les recherches expérimentales pourraient, éventuellement, apporter des renseignements en fonction de l'état de stimulation.

A propos des grains denses de 850 Å, observés dans les axones (comme dans les dendrites et les périkaryons), ils ne constituent plus un argument pour justifier de la présence d'un éventuel contingent de fibres, provenant du système nerveux central et empruntant le tractus pinéal (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1965). En effet, de tels grains ont été rencontrés (Vivien et Roels, 1968; Collin et Meiniel, 1968 b; Collin, 1968 d; Petit, 1968, 1969) à différents niveaux de cellules ganglionnaires. Cependant, en accord avec Oksche et Vaupel-von Harnack, nous maintenons l'hypothèse de fibres nerveuses, se rendant, par le tractus, en direction de l'organe pinéal; mais nous n'avons encore aucune preuve, pour ou contre.

PLANCHE XXXVIII.

TRACTUS PINEAL DE LAMPETRA PLANERI  
(COUPE TRANSVERSALE DANS LA REGION MOYENNE).

Ammocète (L = 13 cm); 14 Novembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 5 500).

Les cellules satellites (Csa), périphériques, sont appliquées contre la limitante basale (Mb). Elles donnent naissance à des prolongements cytoplasmiques denses vers le centre du tractus. Au milieu: une cellule (Ccr) à corps résiduels (Cr). Aucune fibre myélinisée : par contre 617 fibres nues sont dénombrées (Axn). Le nerf est orienté dorso (Do) -ventralement (Ve). A la périphérie du tractus, la basale (Mb) sépare le tractus des fibres collagènes (Fc) et des péricytes (Per). En bas, à droite, les éléments figurés d'un capillaire paraissent libres (artefact).

Afin de respecter les conditions favorables de la fixation, le tégument a été enlevé et du même coup l'endothélium, très mince, a été lésé. Par contre le tractus n'a subi aucun dommage.









L'origine golgienne des grains denses est démontrée. La nature monoaminergique de tels grains peut être envisagée. Sur ce point, les études préliminaires en fluorescence U. V., effectuées au printemps dernier, ont été négatives, mais, ajoutons qu'elles n'ont pas été coordonnées avec les données de la microscopie électronique obtenues en hiver. De même, il ne faut pas négliger que ces (ou certains ?) grains denses, également présents dans les cellules à corps résiduels, pourraient caractériser des protolysosomes (Novikoff et coll., 1962, 1964; Goldfischer et coll., 1964; Gordon et coll., 1965; Taxi, 1965; De Duve et Wattiaux, 1966).

L'existence de glycogène dans les éléments nerveux (Collin et Meinier, 1968 a et b) surprend par son importance. Cette réserve d'énergie a déjà été fréquemment rencontrée dans les éléments du système nerveux central ou végétatif. Son rôle, dans la stimulation, pourrait être d'importance (De Ribaupierre, 1968). Il apparaît sous forme particulière libre ou emmagasinée dans des vésicules intramitochondriales. Le fait qu'il soit présent dans les régions pré- et postsynaptiques, laisse supposer (De Ribaupierre, 1968) qu'il pourrait jouer un rôle important dans les mécanismes de la transmission synaptique. Dans les extrémités dendritiques, il constitue un véritable marqueur, à cause d'une présence constante et de son importante densité. S'il en était ainsi dans les terminaisons axoniques qui s'intègrent au système nerveux central, on devrait alors saisir d'éventuelles concentrations terminales qui contribueraient à apporter des renseignements précieux, sur les terminaisons et les connexions. L'importance de ce stockage pourrait être liée aux conditions hivernales d'étude. Oksche (1958) avait déjà fait remarquer un tel fait à propos des Anoures. Il serait possible que les cellules ganglionnaires, peu stimulées, remplissent des conditions favorables pour le stockage du glycogène. De Ribaupierre (1968) a, en effet, démontré pour le ganglion sympathique que, lorsque la stimulation intervient après l'accumulation de glycogène dans les cellules nerveuses, la réserve glycogénique peut disparaître, en 90 minutes. Ceci serait dû à une glycogénolyse plus importante que la glycogénèse. Nous sommes, chez *Lampetra*, assez tenté de penser que la glycogénolyse est négligeable et qu'en conséquence, la stimulation est probablement peu importante. Il est encore intéressant de relier les observations relatives aux grains denses, avec celles du glycogène. On sait (De Ribaupierre, 1968) que certaines catécholamines, dans le cerveau, favorisent la transformation de phosphorylase b, inactive, en phosphorylase a, active. La question est alors posée de savoir si des catécholamines exogènes ou endogènes (grains denses ??) interviennent dans la glycogénolyse.

Depuis la démonstration de glycogène intramitochondrial, chez un Invertébré (Beaulaton, 1964), une telle particularité a pu être rencontrée dans un matériel voisin du nôtre : mitochondries des photorécepteurs rétiniens (Ishikawa et Pei, 1965), des neurones de Grenouille (Berthold, 1966), des pinéaloctes de Rat (Lin, 1965). Généralement, le glycogène apparaît à l'intérieur d'une crête, constituant une sorte de pseudomatrice. Les cellules ganglionnaires n'ont pas encore permis de vérifier ce fait : c'est la raison pour laquelle la dénomination de vésicules glycogéniques intramitochondriales a été avancée. Néanmoins, le fait que des crêtes (dépourvues de glycogène) soient dilatées, laisse à penser qu'il peut s'agir d'une mise en charge voisine de celle, mise en évidence par d'autres auteurs.

Dans cette étude, nous avons supposé, après d'autres chercheurs (Ariëns Kappers, 1965, 1967), que les axones du tractus pinéal appartiennent aux cellules ganglionnaires intrapariétales. Bien que les critères cytologiques le permettent, les recherches expérimentales devront en apporter la confirmation. En effet, une section du tractus pinéal pourrait, entre autres techniques, corroborer cette localisation, grâce aux modalités de dégénérescence axonique. En ce qui concerne l'oeil pariétal du Scélopore occidental, Eakin (1964) a déjà réussi cette intervention. Il a obtenu la dégénérescence du côté épithalamique du tractus, ce qui indique bien une localisation intrapariétale des périkaryons. En même temps, il est possible de savoir si certains axones possèdent leur périkaryon du côté du cerveau (innervation afférente hypothétique). Il faudrait encore comparer le nombre de périkaryons à celui des axones du tractus, comme le proposent Oksche et Vaupel-von Harnack (1965) et déduire ainsi la proportion de fibres du système afférent hypothétique. Mais, cette numération reste délicate à interpréter car, il n'est pas sûr que les cellules ganglionnaires soient toutes monoaxoniques.



Cet aspect fut déjà envisagé au niveau du nerf optique humain (Yamamoto, 1965). Cependant, dans ce cas particulier, Cohen (1967) est assez ceptique, en ce qui concerne d'éventuelles bifurcations. Chez Lampetra, aucune observation ne s'oppose à la conception de Cohen.

Comparé aux nerfs de l'oeil pariétal de Lézards adultes (Eakin et Westfall, 1960; Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1968), ou encore à ceux de l'épiphyse et de l'organe frontal de Grenouille (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1965), le tractus pinéal de l'Ammocète est bien pourvu en axones. Tous les axones, étudiés ici, sont amyéliniques. Néanmoins, chez une Ammocète, cinq fibres myélinisées furent détectées dans la région proche du cerveau (en coupes semifines). L'observation d'un tractus, constitué de plusieurs troncs, est à rapprocher des résultats obtenus pour l'oeil pariétal des Lézards (Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968). Malgré l'aspect onduleux des fibres, il ne semble pas que des erreurs puissent être induites dans le dénombrement. D'autre part, la confusion avec des prolongements de cellules satellites est impossible, à cause de leur aspect dense (Pl. XXXVIII) et d'une ultrastructure différente. De la même façon, d'éventuels prolongements de cellules à corps résiduels ne paraissent pas pouvoir engendrer d'erreurs. Enfin, les contrastes obtenus, au niveau des cellules sensorielles, permettent d'assurer qu'en aucun cas, les ramifications basales de photorécepteurs pénètrent dans le tractus pinéal.

En résumé, dans les conditions d'étude ici définies (CHAPITRE I), bien qu'il soit délicat de présumer de l'activité du système nerveux efférent - de toute façon, responsable de la conduction des stimulus d'origine photique - nous constatons, déjà, chez l'Ammocète, une mise en place de tous les éléments, impliqués dans la fonction sensorielle (Collin, 1968 d).

Compte tenu de la biologie des Lamproies et des conditions de sacrifice, il apparaîtrait, surtout d'après la richesse en glycogène, que les cellules ganglionnaires aient été peu stimulées. Ces recherches permettent de conclure qu'il existe, dans l'organe pinéal de ce Pétromyzontoïde, une bonne différenciation cellulaire de l'innervation efférente.

## II. - REGRESSION DE L'INNERVATION SENSORIELLE

### (ORGANE PINEAL DE LACERTA).

#### A - CONDITIONS D'UNE REGRESSION DE L'INNERVATION EFFERENTE.

Avec Lampetra planeri, et contrairement à d'autres Anamniotes, l'étude ultrastructurale des cellules ganglionnaires pose actuellement peu de problèmes. Nos techniques d'étude permettent d'éliminer toute confusion avec d'autres types cellulaires. Bien que nous n'ayons pas encore abordé le recensement des cellules ganglionnaires par organe pinéal, nous pensons que leur nombre est relativement élevé. En effet, ces cellules sont fréquemment rencontrées et sans ambiguïté possible. Cependant, pour définir les conditions d'une bonne différenciation sensorielle, il faudra ultérieurement établir, dans le cadre d'études comparées, le rapport :

Photorécepteurs . Une première approximation permet de souligner que ce rapport X Cellules ganglionnaires est tel que  $X_1 > 1$ , chez Lampetra. Cela revient, en fait, à trouver combien de photorécepteurs entrent en connexion synaptique, avec une cellule ganglionnaire. Nous nous sommes limité ici à la discrimination des cellules ganglionnaires et des connexions synaptiques.

Comment faut-il, alors, envisager une régression de l'innervation efférente ? Elle peut être :

- quantitative : le nombre de cellules ganglionnaires diminue. Dans ces conditions, le rapport  $X_2$  est tel que  $X_2 > X_1$ , dans la mesure où le rapport  $X_1$  de Lampetra est considéré comme correspondant à une bonne différenciation sensorielle.

- qualitative : les cellules ganglionnaires subsistent, mais elles sont atteintes de rudimentation, comme les photorécepteurs. La régression peut affecter les prolongements axoniques et dendritiques, et les connexions synaptiques. Dans ce cas, le rapport X n'a aucune valeur.

- quantitative et qualitative.

Cet aspect, très schématisé de la régression de l'innervation efférente, oblige donc, à établir chez un Sauropsidé, le rapport :

Cellules de la lignée sensorielle (= Photorécepteurs + PR + Pinélocytes ?)

Cellules ganglionnaires bien différenciées.

Les difficultés, rencontrées dans la pratique, sont importantes, car il est délicat de sonder, en microscopie comme en électrophysiologie, la valeur fonctionnelle de chaque cellule ganglionnaire.

L'étude comparée des axones du tractus pinéal peut apporter également des renseignements intéressants. En effet, si la majorité des axones (sinon la totalité ?) représente bien les prolongements des cellules ganglionnaires, la comparaison quantitative, - chez différents Vertébrés - peut fournir des indications précieuses. De tels rapports nécessitent, cependant, une part de prudence. Par exemple, chez les Lacertiliens, la confrontation des résultats, entre le nombre d'axones du tractus pariétal et du tractus épiphysaire, est valable si le nombre d'axones de l'oeil pariétal est supérieur à celui de l'épiphyse. Mais il ne prouve rien s'il est inférieur, car, parmi les différents Lacertiliens explorés (L. muralis, viridis; Anguis fragilis), le nombre de cellules de la lignée sensorielle épiphysaire est bien supérieur à celui des photorécepteurs pariétaux.

D'après ces quelques données, on peut envisager la complexité du problème. Ainsi, dans l'immédiat, l'appréciation d'une rudimentation de l'innervation efférente ne peut rester

qu'approximative. Au stade actuel de la détermination des éléments ganglionnaires, elle ne peut être que basée sur une fréquence, plus ou moins élevée des éléments ganglionnaires et des connexions synaptiques, obtenue sur les préparations optiques et électroniques.

## B - HISTORIQUE.

La recherche des cellules ganglionnaires a fait, chez les Lacertiliens, l'objet d'études, déjà anciennes, chez diverses espèces (Ariëns Kappers, 1965, 1967 pour les références). Récemment, Ariëns Kappers (1966, 1967), chez Lacerta viridis et L. muralis, étudie le problème, sous son aspect phylétique. Il démontre l'existence de rares cellules ganglionnaires intraépiphysaires et d'axones constituant un tractus pinéal. Ce travail est, néanmoins, contesté, à la suite des recherches de Wartenberg et Baumgarten (1968). De notre côté, nous avons toujours apporté notre appui aux résultats d'Ariëns Kappers (Collin, 1967 c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968), à la suite de recherches poursuivies depuis 1966 et publiées partiellement. Il était donc nécessaire de corroborer, d'une part, les résultats d'Ariëns Kappers (1966, 1967), obtenus en microscopie optique, et d'apporter de nouvelles précisions, grâce à la microscopie électronique.

A côté de rares cellules ganglionnaires, Ariëns Kappers (1967) met en évidence des faisceaux d'axones amyéliniques intraépithéliaux, situés à proximité de la limitante basale. Dans les régions ventrale et proximale de l'organe, ils quittent l'épiphyse, se myélinisent et se réunissent pour constituer le tractus épiphysaire. Le tractus suit alors la surface caudale de la commissure habénulaire (C.H.), puis passe entre la C.H. et la région rostrale de la commissure postérieure (C.P.), traversée par certaines fibres. Il atteint alors la zone dorsale de l'organe sous-commissural (OSC); les axones rejoignent la couche des fibres périvericulaires. Il est probable que les fibres pinéales n'aboutissent jamais au système commissural postérieur ou à l'OSC. Si elles contribuent à former la couche périvericulaire, leur destination finale reste encore à démontrer (Ariëns Kappers, 1967).

## C - LES CELLULES GANGLIONNAIRES.

### 1 - Recherches en microscopie optique (observations chez L. viridis).

Mises en doute par Wartenberg et Baumgarten (1968), les cellules ganglionnaires d'Ariëns Kappers ont été recherchées, comme pour Lampetra, par la méthode au bleu de toluidine - sur coupes de 0,5 à 5  $\mu$ , après fixation au glutardialdéhyde-OsO<sub>4</sub> (immersion pendant 14 heures dans l'aldéhyde). En prolongeant les temps de fixation, s'obtiennent des contrastes très intéressants. De cette façon, les cellules de type photorécepteur apparaissent en bleu foncé (exception faite pour de rares cellules) et les cellules "interstitielles" de type épendymaire en bleu clair. Deux types cellulaires restent alors très pâles : les éléments ganglionnaires et de rares photorécepteurs, apparemment du type rudimentaire. Sur les coupes sériées, les "photorécepteurs" sont repérés par leur prolongement apical; de plus, ils ont, généralement, un corps cellulaire et un segment interne très dilatés. Lorsque la coupe passe au niveau du corps cellulaire, la confusion avec les périkaryons des cellules ganglionnaires est aisée. La chromophobie de tels "photorécepteurs" reste sans explication. Les cellules ganglionnaires (en accord avec Ariëns Kappers) sont localisées tout à fait à proximité de la membrane basale de l'épithélium. Sur plusieurs éléments ganglionnaires, il a été possible d'identifier les prolongements : le cône d'émergence, vraisemblablement axonique, est représenté à la Pl. III, 3. Dans les meilleurs cas, ces cellules ont un aspect bipolaire. Le corps cellulaire est grossièrement sphérique. Le périkaryon montre des inclusions plus ou



moins importantes, à rapporter au chondriome, et vraisemblablement à la substance tigrôide, déjà démontrée par Ariëns Kappers (1967). Le noyau est clair et ovoïde, comme chez Lampetra (Pl. III, 1). De petites colonies de cellules ganglionnaires n'ont pas été rencontrées et dans le cas le plus favorable se présentent 3 éléments presque contigus. Bien qu'elles se trouvent dans tous les territoires de l'épiphyse, les régions privilégiées, pour leur détection, correspondent à la pars intermedia. En accord avec Ariëns Kappers, elles sont rares et la comparaison est aisée avec les préparations de Lampetra. Chez L. muralis, les préparations, brièvement fixées, ne donnent pas encore suffisamment de contrastes, pour une discrimination indiscutable des périkaryons.

## 2 - Recherches en microscopie électronique (L. viridis; L. muralis).

Comme l'avait présumé Ariëns Kappers (1967), la détection en microscopie électronique reste excessivement délicate, vu les faibles probabilités de rencontrer les cellules ganglionnaires. Grâce à la technique des coupes sériées, après détection des cellules par la méthode au bleu de toluidine, nous espérons pouvoir apporter prochainement de nouvelles précisions, plus particulièrement, en ce qui concerne les prolongements. Jusqu'ici, les seules observations se rapportent à L. viridis (Collin et Ariëns Kappers, 1968) et à Anguis (Petit 1969), pour les Lacertiliens. Ces auteurs relatent n'avoir pu détecter qu'une seule cellule ganglionnaire. Bien que nos investigations aient été récemment facilitées par la connaissance de Lampetra, nous ne disposons seulement que de cinq électronographies, se rapportant à quatre cellules ganglionnaires. Elles ont été obtenues au hasard des observations. Comme Rüdeberg (1968 a), Petit (1969), nous avons constaté que les fixations simples à l'acide osmique ne conviennent pas.

Nous n'entreprendrons pas, ici, une étude aussi détaillée que pour Lampetra; nous établirons essentiellement une comparaison.

Le noyau occupe une position centrale; il est relativement plus clair que celui des autres types cellulaires, après les contrastes acétate d'uranyle-citrate de plomb. Le nucléoplasme, nanti d'un nucléole, présente une chromatine qui a tendance à se grouper en amas (Fig. 6). L'enveloppe nucléaire, percée de pores, est richement bordée de ribosomes. Dans le périkaryon, et contrairement à Lampetra, les corps de Nissl sont bien représentés. Les saccules ergastoplasmiques et les polysomes sont nombreux (voir aussi Collin et Ariëns Kappers, 1968) ce qui confirme la présence d'une substance tigrôide. Du glycogène particulaire et des "subsurface cisterns" ne sont pas encore reconnus. Les mitochondries ne présentent pas de particularités notables : elles sont assez nombreuses dans le périkaryon. L'appareil de Golgi est constitué de dictyosomes périnucléaires, présentant le même aspect que chez Lampetra. Cependant, contrairement au Cyclostome, à Pseudemys (Vivien et Roels, 1968), à Anguis (Petit, 1968, 1969), la genèse de grains denses n'est pas observée. Les éléments filamenteux sont relativement peu abondants, dans le périkaryon. Notons encore l'existence de vésicules lisses. Dans un seul cas, s'observe le cône d'émergence d'un prolongement vraisemblablement axonique : les polysomes sont nombreux, les neurotubules, les neurofilaments et les mitochondries sont orientés selon le grand axe. Il nous est encore difficile de distinguer les dendrites, des axones - lorsque ces prolongements sont isolés des périkaryons (à cause de l'incidence des coupes).

En rapport avec la rareté des documents, utilisables chez Lacerta, il est difficile de juger de l'activité fonctionnelle de telles cellules. Cependant, l'absence de glycogène, les corps de Nissl et les ribosomes qui sont bien développés, suggèrent que les cellules ganglionnaires seraient engagées dans la transmission d'impulsions. Néanmoins, la difficulté de rencontrer de telles cellules suggère, sans aucun doute possible, une régression de la fonction sensorielle.

En conclusion, une régression quantitative des cellules ganglionnaires est évidente chez Lacerta muralis et L. viridis. La rareté des éléments nerveux est en bon accord avec la rudimentation de nombreuses cellules sensorielles (PRS) et la rareté relative des cellules "P" chez Lacerta muralis. Bien que nos appréciations restent approximatives, par rapport

aux critères définis précédemment, il demeure hautement probable que l'épiphyse de Lacerta ait réussi à maintenir une fonction sensorielle résiduelle. Cette conception, en accord avec celle d'Ariëns Kappers (1966, 1967), est corroborée par les preuves rencontrées dans l'étude du tractus pinéal.

## D - AXONES EPIPHYSAIRES ET TRACTUS PINEAL.

### 1 - En microscopie optique.

Qu'il s'agisse de l'épiphyse de L. viridis ou de L. muralis, par les techniques au Bodian ou au bleu de toluidine, nos résultats confirment ceux d'Ariëns Kappers (1967). Cependant, la coloration au bleu de toluidine, avec une certaine habitude et contrôle au microscope électronique, permet l'obtention de résultats plus précis.

Les meilleures fixations ont été réalisées de la façon suivante : le cerveau de Lacerta est prélevé minutieusement, après rupture des liaisons épiphysaires avec les méninges. Il est fixé, pendant 14 heures à la glutardialdéhyde, et de temps en temps, les hémisphères cérébraux sont écartés légèrement des lobes optiques, pour obtenir une meilleure pénétration du fixateur dans les régions proximales et dans le tractus épiphysaire, situés en profondeur. Après 14 heures, le cerveau a subi un affermissement suffisant pour être réduit en pièces cubiques, contenant l'épiphyse en liaison avec l'épithalamus. Les pièces, rincées au tampon phosphate, sont alors post-fixées à l'osmium (durée : 1 h) et facilement orientables dans les capsules qui renferment l'Epon. Ainsi sont réalisées des coupes semifines ( $0,5 \mu$  à  $5 \mu$ ), soit parallèles au plan sagittal, soit dorso-ventrales. Des axones intraépiphysaires sont rencontrés, quelle que soit la région épiphysaire. Dans la région moyenne, se forment des faisceaux, groupant jusqu'à une vingtaine de fibres. Sur les coupes dorso-ventrales (perpendiculaires au plan sagittal), les axones (Pl. III, 1, 3, 4, 5) sont très reconnaissables par leur aspect clair, leur section arrondie et la présence régulière d'inclusions denses correspondant aux mitochondries. Les faisceaux sont de plus en plus riches en fibres, à l'approche de la région proximale. De façon très régulière, 4 à 6 faisceaux se rencontrent dans la région moyenne la plus ventrale. Il est possible d'évaluer le nombre d'axones non myélinisés, mais le microscope électronique indique qu'une erreur de 20 à 30 % est introduite par la présence d'axones de petit diamètre. Les faisceaux d'axones se situent entre la membrane basale et la région médiane de l'épithélium épiphysaire.

Chez L. viridis, à partir de la région moyenne la plus ventrale, et dans la région proximale, des situations variées apparaissent :

- rarement (1 cas), les axones, regroupés en 3 ou 4 faisceaux continuent leur trajet en direction de l'épiphyse proximale,

- presque toujours (voir aussi Ariëns Kappers, 1967; Collin et Ariëns Kappers, 1968), des axones quittent l'épiphyse pour la longer dans la région proximale. A la Planche III, 4 à 10, la sortie d'un tel faisceau s'observe ainsi que la myélinisation progressive des fibres, dès qu'elles ont quitté l'organe pinéal (voir aussi Ariëns Kappers, 1967). L'examen qui dans ces régions, a porté sur 12 Lézards, montre que peut se rencontrer un maximum de 3 faisceaux, sortant de l'épiphyse, soit dans la région moyenne (la plus ventrale) soit dans la région proximale dorsale. Mais, dans tous les cas examinés, il existe encore des contingents de fibres (3 ou 4) qui continuent leur trajet dans l'épiphyse proximale et ne sortent - après un regroupement - que dans la partie tout à fait proximale ventrale (Pl. III, 8, 9). De telles fibres ne sont myélinisées que très rarement (1 seul cas observé). Les faisceaux extraépiphysaires, à fibres myélinisées, sont toujours situés à proche distance de l'épiphyse proximale. Pour la suite de leur trajet, il faut se référer au travail d'Ariëns Kappers (1967).

Chez L. muralis : trois exemplaires ont été examinés jusqu'ici (coupes semifines, suivies d'un contrôle en microscopie électronique). Aucun individu n'a permis de trouver une

sortie des axones dans les régions définies antérieurement. Il apparaît que la majorité des fibres amyéliniques suivent la région proximale, pour en sortir dans la région la plus ventrale. Cependant, dans un cas (en microscopie électronique), un faisceau de petites fibres amyéliniques pénètre à travers la basale, sans possibilité de préciser s'il est de nature afférente ou efférente.

Pour les deux espèces de Lézards, les faisceaux de la région proximale - ou tige - constituent le tractus pinéal qui perd progressivement les cellules "interstitielles" (parfois riches en pigments chez L. viridis). Les fibres sont accompagnées par les cellules satellites.

## 2 - En microscopie électronique.

Nous avons tenté de considérer le problème de la nature et du nombre d'axones dans la tige épiphysaire des deux Lacertiliens. Aucun auteur ne semble l'avoir, jusqu'ici, abordé chez un Sauropsidé, contrairement au tractus de l'oeil pariétal. Comme pour Lampetra, il est intéressant de considérer le nombre d'axones afin de pouvoir éventuellement tirer des conclusions sur la régression axonique des cellules ganglionnaires. Pour résoudre ce problème nous avons utilisé le même protocole que pour l'examen en coupes semifines, en choisissant un matériel plus particulièrement bien orienté.

Les coupes ultrafines sont réalisées en alternant avec les coupes semifines.

### a) Lacerta muralis (2 exemplaires).

Les sections sont réalisées dans la région dorsale de la tige, c'est-à-dire à un niveau où la lumière épiphysaire est pratiquement obstruée. Cependant, quelques microvillosités subsistent. Dans l'épithélium épiphysaire, se maintiennent des cellules "interstitielles" peu pigmentées, des cellules satellites et des prolongements nerveux et peut-être des PRS (ou pinélocytes ? - voir discussion -). Nous considérons comme fibre, tout prolongement caractérisé par un abondant contingent de structures fibrillaires :

#### - 1° exemplaire :

La tige est constituée de 7 faisceaux de fibres. Le nombre de fibres est établi pour chaque faisceau :

$35 + 26 + 25 + 9 + 6 + 5 + 4 = 110$  fibres amyéliniques.

+ 1 tronc secondaire, extérieur à la tige, de 14 fibres amyéliniques (afférent ou efférent ?).

#### - 2° exemplaire :

$37 + 35 + 33 + 20 + 17 + 5 + 1 = 148$  fibres sans gaine de myéline.

En s'enfonçant plus ventralement, nous nous sommes rendu compte, à l'aide des coupes semifines, que les différents faisceaux se regroupaient. La tige est essentiellement de nature nerveuse.

Dans les faisceaux de ces deux exemplaires, quelques "axones" (?) contiennent, par section, de 1 à 20 grains denses de 500 à 2600 Å, limités par une membrane unitaire et nantis d'un coeur très dense (Pl. XL, 1). Selon le niveau des coupes, se rencontrent de 5 à 17 "axones" (?) avec des grains denses. De tels grains ont un aspect morphologique, comparable à celui des grains de sécrétion des PRS ou des vésicules de type "C" (CHAPITRE VI) des fibres afférentes.

Si, avec Ariëns Kappers (1965, 1967), il est possible d'admettre que la majorité des fibres corresponde aux axones des cellules ganglionnaires, il semble très évident qu'il existe des prolongements de nature différente.

En effet, il y a des fibres sympathiques, caractérisées par la présence de 3 types de vésicules (Va, Vb, Vc - CHAPITRE VI). La Planche XL, 2 est, à ce sujet, suggestive. Il est donc possible que des fibres afférentes pénètrent dans la région proximale, pour remonter ensuite, vraisemblablement, en direction dorsale.



PLANCHE XXXIX.

SECTIONS TRANSVERSALES DU TRACTUS PINEAL DE LACERTA VIRIDIS.

Fig. 1 - Adulte mâle: 23 Mai (matin): Gl-Os-Ph.  
(X 5 500).

La tige épiphysaire est sectionnée dans une région voisine des commissures épithalamiques. Un périneurium enveloppe la tige qui forme le tractus pinéal. Comme chez Lampetra, le tractus est limité par une membrane basale (Mb). Trois types cellulaires sont visibles : cellules "interstitielles" (CI), cellules satellites (Cs) et des faisceaux d'axones, indiqués par quatre flèches. La lumière épiphysaire est obstruée. En comparant avec la Pl. XXXVIII (tractus pinéal de Lampetra), remarquer la pauvreté relative en axones (74). A proximité du tractus principal, noter un tractus secondaire (en bas de la figure, à gauche), un capillaire à endothélium (E) et un érythrocyte (Ery).

Fig. 2 - Même animal que fig. 1.  
(X 12 000).

Tractus secondaire de la fig. 1, vu en entier. Le niveau de coupe est différent. 19 axones, dont un est myélinisé, sont emballés dans les lemmocytes.

Fig. 3 - Adulte femelle; 23 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 12 000).

Un faisceau d'axones qui est sorti de l'épiphyse proximale constitue un tronc secondaire. Il renferme 16 axones myélinisés et 18 axones nus. Une partie seulement de ce tronc est visible ici.

(Axm : axones myélinisés; Axn : axones nus; Cs : cellules satellites).

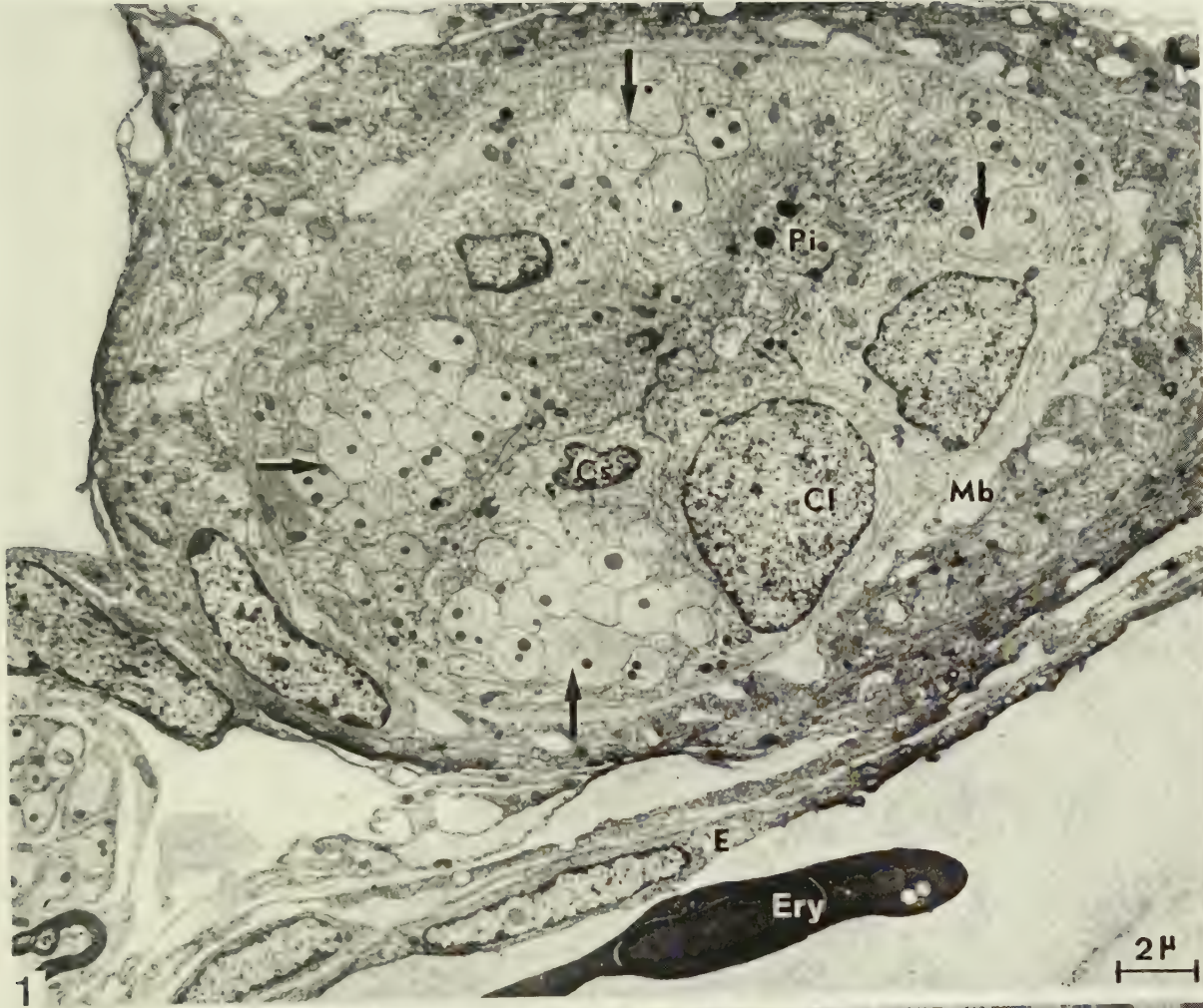






PLANCHE XLIV.

INNERVATION AFFERENTE CATECHOLAMINERGIQUE DANS LES ESPACES PERIVASCULAIRES  
DE LACERTA VIRIDIS.

Fig. 1 - Mâle adulte; 21 Avril (matin); Os-Palade,  
(X 36 000).

Faisceau de fibres afférentes (Fa), dans l'espace périvasculaire (Ep), à proximité de l'épithélium épiphysaire dont on reconnaît une cellule "interstitielle" (CI). La richesse en vésicules Va, Vb, Vc, indique qu'il s'agit de la région terminale ou préterminale de certaines fibres. D'autres sections d'axones, au contraire, sont dépourvues de vésicules, mais riches en neurotubules (Nt). Remarquer également dans l'axone indiqué Fa, la présence de vésicules claires de même diamètre que les vésicules Vc.  
(Cs : cellule satellite; M : mitochondrie; Mb : membrane basale).

Fig. 2 - Mâle adulte; 21 Avril (matin); Gl-Os-Ph,  
(X 23 000).

Un faisceau de fibres afférentes (Fa) est sectionné transversalement. Il est limité par une membrane basale. Remarquer la rareté des vésicules, mais l'importance du matériel filamentueux (microtubules et microfilaments) indiquant une localisation en deçà de la région terminale des axones.  
(Cs : cellule satellite).

## II. - L'INNERVATION AFFERENTE MONOAMINERGIQUE DES LACERTILIENS

(Fig. 5 et 6).

### A - PREUVES ULTRASTRUCTURALES

(Pl. XL, 2; Pl. XLIV; Pl. XLV, 1, 2, 3; Pl. XLVI, 1).

Les observations se rapportent à Lacerta viridis, Lacerta muralis, Tarentola mauritanica.

L'épiphyse de ces Lacertiliens, d'aspect sacculiforme, possède un épithélium de type "sensoriel", plus ou moins plissé, qui est circonscrit par les espaces périvasculaires. Les fibres afférentes se rencontrent en quantité dans de tels espaces (Collin, 1967 c, d. 1968 c; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1969; Petit, 1969), dans l'épithélium épiphysaire (Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1969) de Lacerta ou de Scincus (Petit, 1969) et enfin dans la lumière du sac épiphysaire (Wartenberg et Baumgarten, 1969; Collin, non publié) de Lacerta.

#### 1 - Innervation des espaces périvasculaires.

##### a) Faisceaux de fibres (Pl. XLIV, 2).

Ils sont limités par une membrane basale. Nous observons régulièrement des lemmocytes (cellules de Schwann) et les fibres sont emballées dans leur cytoplasme. Dans l'axoplasme, les neurofilaments et les neurotubules sont sectionnés soit longitudinalement, soit transversalement, selon l'incidence des coupes. A côté de ces éléments bien représentés, des mitochondries et parfois des éléments vésiculaires - comme ils sont ensuite définis - caractérisent ces axones.

##### b) Terminaisons nerveuses et contenu vésiculaire.

De telles terminaisons sont, soit isolées, soit en faisceaux (à nombre relativement réduit de fibres) : elles peuvent encore être emballées par le cytoplasme de lemmocytes. Mais, dans la région proprement terminale, les prolongements cytoplasmiques des lemmocytes disparaissent. La membrane basale est présente de façon irrégulière. Elle peut s'annuler dans les régions tout à fait terminales et son effacement progressif se suit aisément.

L'axoplasme des régions terminales contient les organites classiques (neurofilaments, neurotubules, mitochondries parfois allongées), mais au fur et à mesure de l'approche du bouton terminal, les éléments filamenteux disparaissent progressivement pour laisser place à trois types de vésicules, classées selon les groupes A, B, C (Pl. XLIV, 1; Pl. XLVI, 1).

Type A : vésicules mesurant de 300-700 Å de diamètre (diamètre le plus fréquent de 380 à 560 Å). Avec les fixations, ici utilisées (simple ou double), leur contenu apparaît clair.

Type B : vésicules mesurant de 300 à 700 Å de diamètre (diamètre le plus courant : 380 à 560 Å). Contrairement au type A, le type B comprend un corps central dense, qui n'est pas sans rappeler la présence de monoamines.

Type C : vésicules de 800 à 1670 Å de diamètre. Ce diamètre varie le plus souvent entre 830 et 1300 Å. Les vésicules contiennent un coeur dense central ou excentrique,

double, comme chez certains Reptiles (et vraisemblablement chez les Anamniotes) ou encore glandulaire (comme chez les Ophidiens et les Oiseaux).

Lorsque l'épiphyse présente des caractères sensoriels typiques (comme chez Lam-petra), l'activité sécrétoire semblerait directement contrôlée par la lumière, alors que chez un Amniote inférieur, ou même déjà chez certains Anamniotes, le mode de régulation peut être double : soit direct, ou indirect (yeux latéraux, via système sympathique ?) et cela par le fait qu'il existe une pluralité des cellules de type sensoriel (les unes ayant conservé leur potentiel photorécepteur, les autres l'ayant perdu).



## CHAPITRE VI.

### L'INNERVATION AFFERENTE MONOAMINERGIQUE DES LACERTILIENS ET DES OISEAUX.

#### I. - INTRODUCTION.

Pour les raisons déjà exposées antérieurement, il nous a semblé plus logique de définir un tel système afférent, et cela contrairement à d'autres auteurs qui le dénomment efférent, alors que les axones possèdent des terminaisons intraépiphysaires. Notre définition est donnée à partir de l'épiphyse.

Si ce type d'innervation est solidement établi, chez les Mammifères - au travers des recherches d'Ariëns Kappers (1960) et de celles, nombreuses, qui leur ont succédé (voir discussion) - jusqu'en 1967, n'apparaissent pas, dans la littérature, les indices certains de l'existence d'un tel système, pour les Vertébrés inférieurs. Vivien (1964 a) note cependant, chez Tropidonotus, des fibres dont les caractères structuraux sont difficiles à différencier : elles pourraient être d'origine, soit épithalamique, soit ortho- ou parasymphatique. Chez Coturnix (Bischoff et Richter, 1966, Bischoff, 1969), l'existence de terminaisons nerveuses ne conduit pas à la démonstration d'un système afférent et les critères de différenciation avec les prolongements des cellules épiphysaires ne sont pas établis.

Une telle innervation nécessite la démonstration de terminaisons axoniques au niveau de l'épiphyse et la localisation des corps cellulaires des neurones auxquels ils se rapportent.

Dans un premier temps, nous avons établi l'existence de fibres, chez plusieurs Lacertiliens et Oiseaux. Ces investigations seront ultérieurement complétées par la localisation des périkaryons, laquelle reste actuellement hypothétique (voir discussion).

La présence de telles fibres, soit dans les espaces péricapillaires, soit dans l'épithélium épiphysaire, a fait l'objet d'études récentes chez Lacerta (Collin, 1967 c, d, 1968 c; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968, 1969), chez Tarentola (Collin et Ariëns Kappers, 1968), chez Anguis (Collin, 1968 c; Petit, 1969). Oksche et Kirschstein (1968) soulignent également l'existence de telles fibres, sans toutefois établir les différents types de vésicules, nécessaires pour les caractériser.

Pour les Oiseaux, la présence d'un tel système a été proposée par Fujie (1968) chez le Poulet, par Collin (1968 a) chez la Pie. Néanmoins, les caractères reptiliens de telles fibres n'ont été établis que tout récemment, chez Pica (Collin, 1969 c).

Vu l'importance fonctionnelle de l'innervation orthosymphatique chez les Mammifères - à savoir qu'elle contrôle des synthèses enzymatiques épiphysaires et en conséquence celles de certaines monoamines - l'intérêt actuel que suscite ce système d'innervation est déterminant pour les recherches futures sur les conditions de régulation d'un organe à fonction



- soit avec les lacunes intercellulaires de l'épithélium, qui présentent des contacts avec la limitante basale, située contre les espaces périvasculaires (Lampetra : Pl. XII, 2; Lacerta : Pl. XXIII),

- soit directement avec la membrane basale (Lacerta : Pl. XXIII; Pl. XXII, 2, Anguis, Tarentola, Pica : Pl. XXX, 3, Vanellus : Pl. XLIII, 5, Coturnix, Sturnus),

- soit directement avec les espaces périvasculaires (Pica : Pl. XXX, 1, 2; Pl. XXXII, 1, 2, 3, 4).

Cette situation (Collin 1967-1969; Fujie, 1968; Vivien-Roels 1969; Petit, 1969) est donc bien en faveur d'une excrétion directe dans les espaces périvasculaires, et non par l'intermédiaire des cellules "interstitielles" de type épendymaire (Wartenberg et Baumgarten, 1968; Quay, Renzoni et Eakin, 1968).

Quant aux microvésicules des "photorécepteurs" (type Vp), elles sont présentes chez tous les Sauropsidés étudiés. Chez Lampetra, elles ne peuvent être distinguées des vésicules synaptiques, car elles sont morphologiquement voisines de ce type de vésicules. Chez les Sauropsidés, nous ne pouvons pas les homologuer à des "vésicules synaptiques", car nous ne pensons pas qu'elles soient susceptibles de transmettre un influx. Des microvésicules ont également été rencontrées dans les cellules neurosécrétrices, par de nombreux auteurs (revue de Picard et Stahl, 1966) - depuis les observations préliminaires de Palay (1955, 1960) qui les considère d'ailleurs comme "synaptiques".

Aussi bien pour les cellules neurosécrétrices que pour les cellules de la lignée sensorielle épiphysaire, ces formations restent énigmatiques. Nous ignorons si elles dérivent d'une fragmentation de vésicules claires plus grosses, correspondant à des grains vidés. Les recherches histochimiques ne sont pas (voir précédemment) en faveur d'une nature catécholaminergique ou sérotoninergique. Elles pourraient contenir (Picard et Stahl, 1966) une substance de nature peut-être cholinergique, apte à modifier la perméabilité des membranes, mais des recherches sont nécessaires pour illustrer ce point de vue.



## V. - LE PROBLEME DE L'EXCRETION.

Quels que soient les types cellulaires examinés : photorécepteurs de Lampetra, photorécepteurs rudimentaires des Lacertiliens et des Oiseaux, pinéaloctes de Vipera aspis (Ophidien) ou de Mesocricetus auratus (Mammifère) - voir DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS - nous avons pu reconnaître, dans tous les cas, une genèse golgienne des grains denses ou grains de sécrétion. Il n'est cependant pas possible d'assurer que ces grains denses sont de même nature, d'un groupe à l'autre, ou même dans un même groupe (comme les Lacertiliens). Mais, dans tous les cas, est établie une migration cellulifuge des grains (par le pédicule basal synaptique ou asynaptique), en direction des espaces périvasculaires.

Le problème est donc de savoir comment le principe actif, présumé contenu dans de tels grains, passe dans l'appareil circulatoire. Il est évident qu'on ne répondra définitivement à ce problème de l'excrétion que, lorsque fixé sur la nature exacte des grains, on pourra par la voie expérimentale agir sur eux, en modifiant les modalités de stockage.

Néanmoins, l'examen ultrastructural des grains permet de suggérer, dans les conditions normales d'observation, un passage de substances vers les espaces péricapillaires de l'organe pinéal.

La sortie de grains de sécrétion n'a pu être observée. Une seule image (Pl. XLIII, 5) a montré deux grains dans les espaces péricapillaires chez l'Oiseau Vanellus. Actuellement, il n'est pas possible de faire cas d'un tel processus. Par contre, lorsque les grains denses des cellules de la lignée sensorielle sont comparés à ceux des cellules neurosécrétrices (Picard et Stahl, 1966), il faut noter, pour certaines espèces, des similitudes.

Comme l'ont signalé Picard et Stahl (1966), à l'appui des travaux de nombreux auteurs, le transit des substances hormonales, depuis l'intérieur du grain jusqu'à l'espace péricapillaire, est un problème de traversée de membranes. La traversée ultérieure de l'espace conjonctif et des membranes basales représente des obstacles plus aisés qu'une membrane unité. D'autre part, chez tous les Vertébrés étudiés, nous avons trouvé des capillaires qui présentent un aspect fenêtré et pinocytaire et paraissent ainsi faciles à traverser par les principes épiphysaires.

Plus particulièrement, les grains denses de Lampetra, d'Anguis, de Tarentola, de Chalcides, de Pica, Vanellus, Sturnus, Turdus, Meleagris, Coturnix, présentent des caractères communs. Les grains, stockés essentiellement dans les pédicules basaux synaptiques ou asynaptiques (synapses sensitives), montrent des aspects différents dans le contenu dense qui limite la capsule golgienne. D'une part, l'aspect est plus ou moins dense; d'autre part, ce coeur dense est plus ou moins développé (Pl. XII, 1, 2; Pl. XXX; Pl. XXXII; Pl. XLIII). D'une façon générale, il existe toutes les transitions entre des grains denses et des vésicules claires de même dimension qui semblent en dériver - directement, ou parfois même de l'appareil de Golgi (Collin, 1967 c). Ces différences, dans la densité ou dans l'extension du coeur dense, suggèrent que des phénomènes de dissolution devancent l'excrétion qui se réaliserait par diffusion (Collin, 1969 a et c).

Par contre, chez Lacerta viridis et L. muralis, les grains denses sont de taille plus élevée et il n'est pas possible d'en distinguer plusieurs types. Les grains, dans les conditions naturelles, présentent très rarement des caractères de déplétion. De telles propriétés, de même que les critères morphologiques et histochimiques, auxquels nous sommes parvenu actuellement, ne permettent pas de tirer des conclusions quant à la nature commune de la sécrétion, dans les différents genres.

Cependant, toutes les cellules de la lignée sensorielle montrent une polarité vasculaire, qui est justifiée par la localisation des pédicules synaptiques ou asynaptiques. Ces pédicules sont en rapport :

Dans l'état actuel de ces recherches, et en comparaison avec les résultats de Tranzer et coll. (1968), Etcheverry et Zieher (1968) qui obtiennent une vidange complète des grains denses des plaquettes sanguines, il apparaîtrait ainsi que les grains denses de Lacerta (dans le cas où ils contiennent bien la 5-HT) représentent également le support d'autres substances. Ainsi, ils pourraient être constitués par d'autres dérivés indoliques (comme la mélatonine ?) ou / et (?) des protéines auxquelles seraient plus ou moins liées les indolamines. La présence hypothétique de telles protéines est suggérée encore par l'abondance des ribosomes et des polysomes, l'ergastoplasme bien développé montrant parfois des engorgements au niveau des saccules. De plus, la genèse golgienne des grains denses est conforme avec une sécrétion protéique. Les ribosomes sont encore vraisemblablement responsables de la synthèse d'enzymes lytiques (voir lysosomes des PRS) mais aussi de celle des enzymes engagées dans la biosynthèse de la sérotonine et de la mélatonine. Quant aux mécanismes de synthèse des indolamines, et plus particulièrement ici de la 5-HT, ils sont encore hypothétiques.

Les études radioautographiques, chez Lacerta (en préparation), après injection de 5-hydroxytryptophane-<sup>3</sup>H, devraient permettre de confirmer ou d'infirmier la localisation fine de la 5-HT des PRS et de préciser les sites de synthèse, au niveau des PRS.

#### IV. - RELATIONS ENTRE LES RESULTATS MICROELECTRONIQUES ET CEUX DE L'HISTOCHIMIE CHEZ LES LACERTILIENS, DISCUSSION.

Toutes les réactions histochimiques, pour la recherche de la 5-HT chez les Lacertiliens, sont concordantes en ce qui concerne la localisation cellulaire de cette indolamine. Elles sont positives chez Lacerta viridis et muralis, au niveau des PRS, dans des régions cellulaires qui ont été étroitement localisées (Collin, 1967 c, 1968 c), d'ailleurs légèrement différentes selon l'espèce considérée. Les résultats négatifs, obtenus avec Anguis, Tarentola et Chalcides, suggèrent que la teneur en 5-HT est relativement très faible, par rapport à celle de Lacerta (les recherches ayant été poursuivies à la même époque : printemps et été).

Les investigations ultramicroscopiques ont permis de montrer l'existence, chez Lacerta, de grains denses (500 à 3400 Å) ayant des caractères ultrastructuraux voisins de ceux des cellules entérochromaffines (Helander, 1962; Wetzstein et coll., 1962, 1964; Ito et Winchester, 1963; Trier, 1963; Ratzenhoffer et Leb, 1965; Solcia et coll., 1967; Schofield et Silva, 1968) ou des plaquettes sanguines (Tranzer et coll., 1968; Etcheverry et Zieher, 1968). De plus, l'origine golgienne de tels grains est connue pour les cellules entérochromaffines. Les grains denses que nous avons assimilés à des granules élémentaires (Collin, 1967 c, d) ou grains de sécrétion (Collin et Ariëns Kappers, 1968) se situent chez Lacerta dans des zones de stockage, à savoir : la région du myoïde, le corps cellulaire et le pédicule basal (chez Lacerta viridis). Chez Lacerta muralis, la zone supranucléaire de stockage est peu développée; le corps cellulaire et les pédicules basaux, surtout, sont richement pourvus en grains de sécrétion. Ainsi, chez Lacerta, les réactions histochimiques en faveur de la 5-HT et l'observation des grains denses de sécrétion se superposent fidèlement. De plus, chez Anguis, Tarentola et Chalcides où les grains de sécrétion sont rares ou non perceptibles (Collin, 1967 c), les réactions histochimiques ne sont pas concluantes de la présence de 5-HT.

De telles comparaisons conduisent, maintenant, à trouver l'organite cellulaire porteur de la 5-HT. Lorsque nous considérons les pédicules basaux de tous ces Lacertiliens, pour lesquels les organites cellulaires sont peu variés, nous voyons (CHAPITRE IV) qu'ils contiennent tous des microvésicules de type Vp. De telles microvésicules ne semblent pas retenir une substance catécholaminergique ou sérotoninergique; autrement, par la technique de Falck et Hillarp, les réactions seraient positives chez tous les Lacertiliens. De telles vésicules contiendraient - peut-être (?) - une substance de type cholinergique (paragraphe suivant). Par contre, l'abondance des grains de sécrétion est variable, selon les cas. De ces considérations, il ressort que la sérotonine de Lacerta se présente soit sous forme libre dans le hyaloplasme cellulaire, soit au niveau des grains de sécrétion. Les rapports stricts existant entre la localisation des grains denses et les réactions histochimiques en faveur de la 5-HT, nous conduisent raisonnablement à opter pour une localisation de la sérotonine, au niveau des grains denses de sécrétion. Comme nous le verrons, ensuite, cette conception devra être vérifiée par une autre technique. Actuellement, il est difficile de présumer de la nature des rares grains denses chez Anguis, Tarentola et Chalcides (nature indolique ?, mais pas obligatoirement sérotonine).

En considérant les doses pour éliminer la fluorescence jaune de Lacerta (1° cas) et celles susceptibles d'obtenir une déplétion seulement partielle des grains denses (2° cas), dans ce deuxième cas, elles sont supérieures. Vraisemblablement, il est possible d'éliminer la fluorescence avec des doses qui interfèrent peu - ou pas (?) - sur la déplétion des grains. La déplétion des grains denses des cellules entérochromaffines n'a pu encore être obtenue (Wetzstein et coll., 1964; Schofield et Silva, 1968).



Chez d'autres Oiseaux (Vanellus, Sturnus, Coturnix, Meleagris), nous avons fait des observations analogues, avec quelques différences cependant (voir Collin, 1967 c, 1968 a) en ce qui concerne le stockage des grains.

Mais la nature de cette sécrétion n'est actuellement pas démontrée. Axelrod et coll. (1964), Quay (1966) ont étudié biochimiquement les monoamines de type indolique, dans l'épiphyse d'Oiseau. Chez la Poule, Axelrod et coll. mettent en évidence l'hydroxyindole-O-méthyltransférase (= HIOMT) : elle est deux cents fois plus abondante que chez le Rat. Quay, chez le Pigeon, étudie les variations nyctémérales de la sérotonine et des composés apparentés. Il trouve que le taux le plus bas se situe à minuit et le taux maximum à 4h30 du matin.

Chez les Oiseaux, les données histochimiques, par la technique de Falck et Hillarp, sont très réduites. Jusqu'ici, seul Owman (1964) relate des observations non publiées de Bertler, Ljunggren et Owman (voir aussi Owman, 1968). Une fluorescence jaune intense a été rencontrée dans le parenchyme de la glande pinéale du Pigeon et du Poulet, en faveur de l'abondance de la 5-HT. De notre côté, nous avons testé tout récemment l'épiphyse de la jeune Pie et de l'adulte d'Etourneau (animaux sacrifiés le matin à 10 h et l'après-midi (15h). En se rapportant au graphique de Quay (1966) pour le Pigeon, aux mêmes heures, la teneur en sérotonine est moyenne : 145 à 170 nanogrammes contre 46,5 (minimum à minuit) et 283,9 (maximum à 4h30 du matin). Cependant, chez nos animaux, traités en même temps que Lacerta muralis (qui montre une fluorescence jaune importante), la présence de sérotonine n'est pas évidente. Par contre, des afférences catécholaminergiques sont abondantes (CHAPITRE VI). D'autres recherches s'imposent donc sur notre propre matériel, en tenant compte des variations nyctémérales - peut-être différentes de celles du Pigeon (?) - ou d'autres facteurs.

Si la nature indolique des grains denses des PRS (Collin, 1967 b) mérite d'être retenue - à titre d'hypothèse de travail - il n'en demeure pas moins vrai que la nature du composé ne peut être garantie. Fujie (1968), chez le Poulet, a retrouvé dans les "pinéalo-cytes" des grains denses de 700 Å, pour lesquels il mentionne une origine golgienne (voir aussi, Collin, 1967 a, b, c). Il pense que les grains pourraient contenir l'hormone épiphysaire (la mélatonine) et, en ce sens, il rejoint notre hypothèse de 1967 (b), concernant la nature indolique possible des grains.

avec un contenu particulaire plus ou moins fourni (Pl. XLV, 4, 5). Nous avons trouvé tous les intermédiaires entre des grains à coeur dense et des grains vidés de leur contenu, à aspect vacuolaire. La déplétion du coeur dense s'effectue de la périphérie vers le centre (Pl. XLV, 5).

En conclusion, l'action de la réserpine, même à des doses élevées, n'a qu'un effet partiel au niveau des grains de sécrétion des PRS (Collin, 1968 b). Dans les rapports entre les données histochimiques et ultrastructurales (Paragraphe IV de ce CHAPITRE) nous donnons une interprétation à ce phénomène.

#### b) Action de l'aramine et de l'iproniazide.

Aux doses, où nous les avons injectées (CHAPITRE VI), nous n'avons pas perçu de modifications sensibles au niveau des grains de sécrétion.

### C - CHEZ LES OISEAUX.

Comme chez les Lacertiliens, les préparations pour la microscopie optique n'ont pas encore permis de rendre compte d'une façon satisfaisante de l'activité sécrétoire. Actuellement, différentes interprétations sont fournies en microscopie électronique. Renzoni, Eakin et Quay (1968) signalent que des cils modifiés et d'aspect bulbeux se fragmentent, suggérant - peut-être - une sorte d'activité sécrétoire. Dans un autre travail, Quay, Renzoni et Eakin (1968) rencontrent dans les cellules de type I, des grains denses mais ils pensent que l'activité sécrétoire est à rapporter aux cellules de type II, équivalentes des cellules "interstitielles" de type épendymaire. Quant à Bischoff (1969), il vient de relater, chez la Caille, des grains de sécrétion d'origine golgienne, dans des cellules qu'il appelle sécrétrices. Il pense que les grains de sécrétion passent dans la lumière épiphysaire. Chez la même espèce, nous n'avons jamais réussi à enregistrer ce phénomène.

De l'ensemble de ces considérations, il ressort que les opinions sont divergentes d'autant plus que les interprétations d'autres auteurs (Collin, 1967 a, b, c, 1969 c; Fujie, 1968) s'opposent à celles des auteurs précédents.

Dans l'état actuel de nos recherches, nous maintenons notre interprétation ancienne, d'autant plus qu'elle se trouve largement étayée, maintenant, par les résultats acquis chez les Lacertiliens (voir antérieurement) et les Chéloniens (Vivien et Roels, 1967; Vivien-Roels, 1969; Ariëns Kappers, 1969 : communication personnelle).

Nous n'entrerons pas ici dans le détail des processus puisqu'ils sont très voisins de ceux que nous avons établis chez les Lacertiliens. Au cours de l'étude des PRS de Pica, nous avons souligné un bon développement des éléments impliqués dans la synthèse et le transport des substances protéiques. L'appareil de Golgi montre, chez l'embryon (CHAPITRE III), comme chez les jeunes Pies, une activité sécrétoire, plus particulièrement intense chez les poussins. Les figures annulaires ou semi-circulaires des dictyosomes des PRS, moins fréquentes cependant que chez Lacerta, sont typiques d'une activité importante (Pl. XXVIII, 1, 2). Les caractères golgiens sont similaires à ceux de Lacerta, quant aux processus de genèse des grains de sécrétion. Néanmoins, les abords golgiens sont plus pauvres en grains (Pl. XXVIII, 1, 2). A la Pl. XXVIII, 2, une flèche indique une condensation de la sécrétion, à l'extrémité d'un saccule golgien. Les grains de sécrétion de 500 à 2000 Å ont, le plus fréquemment, un diamètre se situant entre 800 et 1200 Å. D'aspect le plus souvent circulaire (parfois ovalaire), leur capsule golgienne est séparée du contenu dense (Pl. XXXI, 1) par une couronne claire. L'aspect particulaire (Pl. XXXI, 1) de ce coeur dense subsiste toujours, quelle que soit la localisation des grains dans les PRS (Pl. XXXI; Pl. XXXII). Des concentrations de grains, moins importantes que chez Lacerta, mais cependant plus riches que chez Anguis, Tarentola ou Chalcides sont localisées dans les pédicules asynaptiques (CHAPITRE III).

facultative (Pl. XXII, 1 et 2; Pl. XIX). A un agrandissement de 40 000 (direct), les grains, à coeur dense très développé, apparaissent avec un contenu finement particulaire. Les grains subissent alors une migration cellulifuge, maximum dans le pédicule basal. Les régions de stockage ont été décrites au CHAPITRE III.

b) Chez Anguis, Tarentola, Chalcides.

Tous ces Lacertiliens se distinguent, à la même saison (printemps, été), du genre Lacerta. Bien que Petit (1969), tout récemment chez Anguis (voir aussi Petit, 1968), considère "une activité sécrétoire importante" dans la zone golgienne, son électronographie "6 a" n'est pas plus suggestive que celles obtenues antérieurement par Collin (1967 c). Les dictyosomes sont plus réduits en nombre et en extension chez Anguis et les grains denses, dans les confins golgiens, sont rares ou absents (Collin, 1967 c). Les figures annulaires ou semi-circulaires ont été également trouvées chez Tarentola (Collin, 1967 c), mais la répartition des grains de sécrétion est identique à celle d'Anguis.

Les grains de sécrétion sont rares ou absents dans les pédicules basaux d'Anguis (Collin, 1967 c; Petit, 1969). Oksche et Kirschstein (1968) ont également pu confirmer ce fait, sans toutefois pouvoir démontrer la nature cellulaire des prolongements à grains.

Ces grains apparaissent avec un noyau dense finement particulaire. Cependant, ici, un halo clair est toujours respecté. A côté du stockage (Collin, 1967 c), qui n'a rien de comparable à celui de Lacerta, il faut encore voir des différences dans la taille des grains. Chez ces espèces, les limites se situent entre 600 Å et 1400 Å de diamètre, contre 500 à 3400 Å chez Lacerta. Enfin, dans les PRS de ces lézards, l'ergastoplasme et les ribosomes sont moins développés que chez Lacerta.

Nous pouvons conclure que les mécanismes de formation des grains de sécrétion sont identiques chez tous les Lézards étudiés (Collin, 1967 c). Cependant, le genre Lacerta, par l'abondance des grains stockés, par leur taille supérieure et la présence d'un halo clair facultatif, se distingue nettement d'Anguis, Tarentola et Chalcides. La taille des grains rapproche davantage ces trois espèces de Lampetra et des Oiseaux.

2 - Effets des drogues sur les grains de sécrétion de Lacerta.

a) Action de la réserpine.

En provoquant une vidange de la 5-HT par la réserpine, nous pouvions alors penser obtenir une déplétion des grains de sécrétion.

Tranzer et coll. (1966, 1968), Etcheverry et Zieher (1968), injectent la réserpine à des doses de 5 mg/kg et vidangent les granules osmiphiles des plaquettes sanguines qui contiennent la 5-HT. Cependant, dans les cellules entérochromaffines, Penttilä (1966), à des doses de 30 mg/kg, ne fait pas disparaître la sérotonine. Des interventions du même ordre, avec contrôle en microscopie électronique, ne permettent pas à Wetzstein et coll. (1964) ou à Schofield et Silva (1968) d'obtenir une déplétion des granules denses des cellules entérochromaffines - dont on est certain, par ailleurs, qu'elles contiennent la 5-HT.

Nous avons soumis 44 lézards (L. viridis et L. muralis) à des doses variables de réserpine : 5, 10, 20, 30, 40 mg/kg. en une injection journalière ou en plusieurs injections consécutives (trois injections, rarement quatre). Les animaux sont sacrifiés presque toujours 24 h après la dernière injection.

Les résultats ont été négatifs pour les faibles doses. Une action positive est plus particulièrement évidente, après 3 injections consécutives, à 24 heures d'intervalle (30 ou 40 mg/kg).

Dans les photorécepteurs rudimentaires, tous les grains ne sont pas affectés par une déplétion. Il y a également des variations, selon les PRS considérés. La réserpine modifie le contenu dense des grains, mais n'affecte pas la membrane ou capsule des grains (Pl. XLV, 4, 5). Alors qu'à des grossissements directs de 10 000 à 15 000, le coeur dense des grains apparaît uniforme sur les témoins, sur les animaux expérimentés, il se présente



## B - CHEZ LES LACERTILIENS.

### 1 - Etudes cytologiques dans les conditions normales.

#### a) Chez Lacerta.

Les investigations, en microscopie optique et électronique, ont toujours permis d'évoquer une activité sécrétoire de l'épiphyse des Lacertiliens (Revue de Bargmann, 1943; Steyn, 1960; Van de Kamer, 1965; Ariëns Kappers, 1966, 1967). Pendant très longtemps, plusieurs auteurs ont pensé qu'un renouvellement cyclique de la partie apicale des cellules sensorielles, représentait des processus sécrétoires apocrines. Cependant, l'examen au microscope électronique, chez plusieurs Lacertiliens (Steyn, 1960; Lierse, 1965; Oksche et Kirschstein, 1966 a, 1968; Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1969), ne permet pas de rendre compte de tels phénomènes. Les seuls échanges entre la lumière épiphysaire et les PRS sont suggérés par la présence de vésicules de pinocytose. Des phénomènes de dégénérescence des PRS (Collin, 1967 a) ou des photorécepteurs de l'oeil pariétal (Petit, 1968) peuvent être difficiles à interpréter, en microscopie optique, et conduire à des confusions.

Plusieurs Lacertiliens (Lacerta viridis, L. muralis, Anguis, Chalcides, Tarentola) nous permettent (Collin, 1967 a, c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968) de considérer une activité sécrétoire dont les mécanismes sont différents de ceux qui avaient été proposés dans les publications antérieures. Vivien et Roels (1967, 1968), Vivien-Roels (1969) chez Pseudemys; Wartenberg et Baumgarten (1968) chez Lacerta, Petit (1969) chez Anguis apportent des preuves tout à fait analogues pour les PRS.

Les données biochimiques actuelles font nettement apparaître que les principes actifs épiphysaires sont à ranger dans le groupe des protéines (ces résultats se rapportent essentiellement aux Mammifères et, plus accessoirement, aux Oiseaux et aux Reptiles). Or, les nombreux travaux, concernant les cellules glandulaires, convergent pour considérer que les synthèses protéiques ont lieu au niveau des ribosomes libres ou attachés aux membranes ergastoplasmiques. Ceci pourrait être le cas des peptides épiphysaires. Cependant, pour les dérivés indoliques, représentés par des molécules simples, les sites de synthèse restent énigmatiques. Il est bien connu que les protéines d'origine ribosomale sont ensuite véhiculées par les conduits du reticulum. Les grains de sécrétion (condensation des produits de synthèse) sont formés directement à partir de l'ergastoplasme ou plus fréquemment à partir de l'appareil de Golgi.

Or, dans les PRS de Lacerta, les ribosomes et l'ergastoplasme sont bien développés (CHAPITRE III). Les saccules ergastoplasmiques sont souvent gonflés en citernes (Collin, 1967 a : fig. 7 et 8). De même, leur contenu finement homogène est significatif d'un engorgement en produits de synthèse.

L'appareil de Golgi (Pl. XIX) fournit, au printemps, des images d'hypertrophie : les figures annulaires (Collin, 1967 a pour Lacerta; Vivien-Roels, 1969 chez Pseudemys) sont tout à fait typiques des cellules glandulaires (Revue d'Herlant, 1964). La région golgienne occupe, sur les coupes, une surface importante (jusqu'à  $25 \mu^2$ ). Les dictyosomes constituent l'anneau golgien. Les saccules ont un aspect gonflé et vacuolaire : leur contenu est clair. De nombreuses microvésicules claires sont localisées de part et d'autre des dictyosomes, c'est-à-dire à l'intérieur ou autour de l'anneau golgien, ou des figures semi-circulaires golgiennes. Dans les extrémités des saccules, un dépôt de particules denses correspond à une condensation progressive des produits de sécrétion (Collin, 1967 a : fig. 5; 1967 c). Selon des mécanismes bien connus, il y a ensuite ségrégation de l'extrémité du saccule pour donner les grains de sécrétion. La membrane, ou capsule des grains, est donc de nature golgienne. Juste à proximité du complexe golgien, sont visibles (Collin, 1967 c) toutes les transitions entre des vésicules à contenu dense finement granuleux et peu développé et des vésicules très denses dont la capsule n'est pas toujours perceptible à des grossissements moyens (Pl. XIX). La présence d'un halo clair, entre la capsule et le coeur dense des grains de sécrétion, est

### III. - CRITERES CYTOLOGIQUES. ACTION DES DROGUES CHEZ LACERTA (ETUDES ULTRASTRUCTURALES).

#### A - CHEZ UN CYCLOSTOME : *Lampetra planeri*.

Malgré les études maintenant nombreuses qui se rapportent aux Anamniotes, la présence de grains denses, suggérant une activité sécrétoire dans des photorécepteurs, n'a reçu que tout récemment des preuves (Collin et Meiniel, 1968 a, b; Collin, 1968 d, 1969 a; Ueck, 1968 b; Meiniel, 1969 b). Rappelons que pour *Lampetra planeri* (organe pinéal), il s'agit de grains d'un diamètre de 700 à 1300 Å (diamètre moyen de 1000 Å). Leur origine golgienne, difficile à constater ne peut plus être mise en doute actuellement (Collin, 1968 d, 1969 a). Elle est encore plus évidente dans des cellules de la lignée sensorielle de l'organe parapinéal (Meiniel, 1969 b et communication personnelle). L'ultrastructure des grains a été établie précédemment (CHAPITRE III). De plus, il faut remarquer que leur noyau dense montre, à un fort grossissement, un aspect particulière. Les grains subissent ensuite une migration dans les pédicules synaptiques des photorécepteurs. Pendant la période hivernale, ils sont plus ou moins abondants (Pl. XI, 3; Pl. XII, 1; Pl. XLI, 1). Leur appartenance à des photorécepteurs ne peut être contredite, puisque des différenciations synaptiques typiques co-existent avec les grains (Pl. XII, 1; Pl. XLI, 1). A la lueur des résultats obtenus chez les Lacertiliens il était logique de penser à leur nature indolique. A titre préliminaire, la technique de Falck et Hillarp a été appliquée au printemps dernier en collaboration avec A. Meiniel. Les résultats furent négatifs pour la mise en évidence de la sérotonine. Au premier abord, il semblerait donc que les grains denses de *Lampetra* soient de nature différente de la sérotonine, bien que cette amine puisse exister, mais à un taux faible. La nature chimique des grains reste actuellement hypothétique.

Selon Young (1935), la dynamique des chromatophores chez *L. planeri* est en partie contrôlée par l'épiphyse. L'épiphyséctomie supprime le rythme nyctéméral de changement de couleur. D'autre part, chez les Amphibiens, la mélatonine (extraite chez les Mammifères) est responsable de la concentration des grains de mélanine des mélanophores. Les recherches de Bagnara (1960, 1961, 1963, 1965), de Quay et Bagnara (1964), établissent qu'un principe pinéalien, comme la mélatonine, est impliqué dans l'éclaircissement du tégument, des larves de Batracien, placées à l'obscurité. Charlton (1964, 1966) prouve que l'épithélium épiphysaire de Xénope retient électivement des précurseurs marqués de la mélatonine. Axelrod et coll. (1965), Quay (1965 b) démontrent la présence d'hydroxy-indole-O-méthyltransférase (HIOMT) responsable de la synthèse de la mélatonine dans l'épiphyse des Amphibiens. Enfin, Van de Veerdonk (1967), par les méthodes biochimiques, prouve que la mélatonine est présente dans le plafond du cerveau de larves de Xénope et probablement dans les yeux, ou encore dans la région pinéale de *Rana temporaria* adulte. Pour les Pétromyzontoïdes, les recherches biochimiques de détection des dérivés du tryptophane et de l'HIOMT ne sont pas effectuées. En considérant, cependant, les résultats obtenus par Young (1935), il n'y a pas lieu de douter de leur existence dans le complexe pariétal de ce groupe. Néanmoins, le cytophysiologiste ne détient actuellement aucune recette histochimique pour la reconnaissance de l'HIOMT ou de la mélatonine. Cependant, avec la technique radioautographique, il est raisonnable de prétendre approcher le problème de la synthèse et de la localisation des dérivés indoliques du complexe pinéal des Cyclostomes, à la fois dans les conditions naturelles et expérimentales.

Ces observations ultrastructurales suggèrent donc une activité sécrétoire, pour un type cellulaire présentant des caractères morphologiques typiquement sensoriels, et rejoignent quelque peu les résultats de Young et Droz (1968), pour les yeux latéraux. Une telle activité est vraisemblablement de nature neurohormonale, mais l'apparente dualité fonctionnelle des photorécepteurs nécessite de nouvelles recherches.

pour le taux de 5-HT stocké, ne peuvent être interprétées dans l'état actuel de nos recherches. Bien que nous ne soyons pas parvenu à démontrer l'existence de 5-HT chez Anguis, Tarentola et Chalcides, nous pouvons difficilement mettre en doute la présence de l'indolamine. Nous estimons qu'elle est sécrétée en plus faible quantité, ou excrétée, ou transformée très rapidement. Par exemple, elle pourrait être rapidement convertie en mélatonine. Il existe peut-être chez Lacerta, un stade intermédiaire de stockage de la 5-HT avant qu'intervienne l'activité hydroxyindole-O-méthyltransférase.



- 5° lot : Anguis fragilis (3 individus) : 2 injections consécutives à 24 heures d'intervalle; doses : 50 mg/kg, 50 mg/kg.

L'aspect de l'épithélium épiphysaire est semblable au normal ou au lot 4.

- 6° lot : Anguis fragilis (2 individus) : 3 injections consécutives à 24 heures d'intervalle; doses : 50 mg/kg, 50 mg/kg, 40 mg/kg.

Mêmes résultats que pour les lots n° 4 et 5.

La réserpine vidange donc la sérotonine des PRS de Lacerta. Son action, peut-être (?) à cause des doses élevées (voir aussi Penttilä, 1966 pour les cellules entérochromaffines), semble être plus efficace que dans les expériences de Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967). Néanmoins, il est vraisemblable que les doses élevées que supportent les Lacertiliens, contrairement aux homéothermas, ne semblent pas nécessaires, comme tend à le prouver le lot N° 3 par rapport aux lots N° 1 et 2. Continuant nos recherches dans ce domaine, nous pensons pouvoir déterminer, sur ce poïkilotherme (matériel favorable), le seuil d'action de la réserpine.

Chez Anguis fragilis, la fluorescence douteuse - rencontrée chez certains individus, dans le quart apical de cellules épithéliales - ne peut être actuellement attribuée à la 5-HT, à cause d'une fluorescence atypique et d'une résistance à la réserpine.

#### D - DISCUSSION.

L'ensemble de ces recherches histochimiques et pharmacologiques permet donc de retenir la présence de 5-hydroxytryptamine dans l'épithélium épiphysaire de Lacerta, en accord avec les données histochimiques de Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967) et de Collin (1967 d, 1968 c). Quay et Wilhoft (1964) ont également montré, chez deux Lézards américains, l'existence de 5-HT par les techniques biochimiques.

Notre contribution à la connaissance de la 5-HT chez les Lacertiliens conduit à établir :

- le type cellulaire qui stocke la 5-HT.

- les différences, selon les Lacertiliens, dans le taux de 5-HT stockée (appréciation d'après l'intensité de la fluorescence).

La sérotonine est identifiée dans les PRS de Lacerta viridis et muralis. Il semble que nous soyons parvenu, pour la première fois chez un Vertébré, à déterminer le type cellulaire responsable du stockage. Dans les travaux se rapportant aux Mammifères (Bertler, Falck et Owman, 1963, 1964; Owman, 1964, 1965, 1968; Falck, Owman et Rosengren, 1966; Falck et Owman, 1968) ou aux Ophidiens (Quay, Jongkind et Ariëns Kappers, 1967; Quay, Ariëns Kappers et Jongkind, 1968), les auteurs ne mentionnent une fluorescence qu'au niveau du parenchyme épiphysaire.

Les études histochimiques comparées permettent ainsi de considérer que certaines espèces de Lacertiliens (comme Lacerta) sont aptes à stocker la 5-HT alors que d'autres (Anguis, Tarentola, Chalcides) ne disposent pas (ou peu) de cette faculté. Ces faits sont alors à rapprocher des données biochimiques de Quay et Wilhoft (1964) : chez un exemplaire de Sauromalus varius, ils ne trouvent que 0.87  $\mu\text{g/g}$  de sérotonine alors que Gerrhonotus multicarinatus (1 individu) en contient 41  $\mu\text{g/g}$ . Enfin, Owman (1965) enregistre, chez plusieurs Mammifères, des variations comparables aux nôtres.

Les recherches de Quay (1965 b) établissent encore la présence d'activités hydroxyindole-O-méthyl-transférasiques chez Cnemidophorus et Iguana.

Ainsi, l'épiphyse des Lacertiliens, grâce au stockage (et très vraisemblablement à la synthèse) de sérotonine et à l'activité HIOMTasique (Quay, 1965 b), est très probablement apte à réaliser la synthèse de mélatonine. Les différences qui affectent les Lacertiliens,

## 5 - Autofluorescence.

Il est bien connu que le traitement par la formaldéhyde convertit les monoamines en produits de condensation (revues de Corrodi et Jonsson, 1967; Hermand, 1969). Ce sont ces dérivés qui présentent la fluorescence spécifique. Lorsqu'on omet le traitement aux vapeurs de formaldéhyde, la fluorescence est, de ce fait inexistante sauf pour les corps autofluorescents.

Plus particulièrement chez Lacerta, en évitant les vapeurs de formaldéhyde, nous constatons (de même que chez les individus qui ont subi le traitement aux vapeurs) une fluorescence orangée, sous forme de quelques grains, soit au niveau de l'épithélium, soit au niveau de la lumière. Elle pourrait se rapporter à la présence de lipofuchsines qui dans la lumière, appartiennent peut-être aux macrophages. Mais une fluorescence jaune ou verte, pouvant induire des imprécisions dans la localisation des monoamines, n'est pas perceptible.

## C - ACTION DE LA RESERPINE,

Différentes drogues interfèrent dans les mécanismes de synthèse ou de stockage des indolamines. Depuis les travaux de Shore et coll. (1955, 1956) la réserpine est connue pour être responsable d'une déplétion en 5-HT. Une telle propriété a été utilisée, à plusieurs reprises, pour supprimer les réserves de 5-HT de la glande pinéale des Mammifères (Bertler, Falck et Owman, 1963, 1964; Owman, 1965).

Contrairement à ceux d'autres drogues, les mécanismes d'action de la réserpine sont mal connus. Chez le genre Lacerta, Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967) l'injectent et constatent une perte de la fluorescence jaune, sauf au niveau de granules supranucléaires et de fins filaments appartenant à des cellules indéterminées. Les doses qui ont été injectées ne sont pas précisées.

Nous appuyant sur les résultats de l'action de la réserpine sur les grains de sécrétion (Collin, 1968 b et ce CHAPITRE), nous avons injecté des doses très élevées de réserpine, afin de pouvoir comparer les conséquences ultrastructurales et histochimiques, dans des conditions voisines d'expérimentation. Dans tous les cas, la réserpine est injectée par voie intrapéritonéale aux environs de 15 H (sacrifice 24 heures après la dernière injection - expériences faites en été -).

- 1° lot : Lacerta viridis (4 individus); 3 injections consécutives à 24 heures d'intervalle; doses : 50 mg/kg; 45 mg/kg, 35 mg/kg.

Il n'existe aucune fluorescence jaune à rapporter à la 5-HT, ce qui signifie que la réserpine l'a complètement vidangée.

- 2° lot : Lacerta viridis (3 individus); 3 injections consécutives à 24 heures d'intervalle; doses : 35 mg/kg; 35 mg/kg; 30 mg/kg.

Les PRS ne montrent aucune fluorescence jaune. C'est la même chose pour les autres types cellulaires.

- 3° lot : Lacerta viridis (4 individus) : 2 injections consécutives à 24 heures d'intervalle; doses : 40 mg/kg; 40 mg/kg.

Les résultats sont identiques au 1° et au 2° lot.

- 4° lot : Anguis fragilis (3 individus) : sur les animaux étudiés sans injection préalable nous avons observé qu'il pouvait exister une substance fluorescente jaunâtre, chez certains individus.

Une injection unique de réserpine (25 mg/kg) ne modifie pas l'aspect rencontré sur le normal.

antérieure : Collin, 1968 c) vérifient et complètent les résultats de Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967) et confirment ceux de Collin (1967 d) pour la localisation de la 5-HT.

1 - Lacerta viridis (6 individus) : la fluorescence jaune est strictement localisée au niveau de l'épithélium épiphysaire (Pl. XLVIII, 1). Elle est intense, au moment où le tissu se trouve exposé au rayonnement U.V., puis elle diminue progressivement : cet état labile est caractéristique de la 5-HT. Cependant, contrairement à d'autres Reptiles (Collin; en préparation) la fluorescence jaune diminue dans le temps moins rapidement. Il faut plusieurs minutes pour obtenir une atténuation importante de la fluorescence. L'absence de diffusion des monoamines et une disparition lente de la fluorescence permettent de retenir une localisation spécifique du jaune. Le choix de coupes favorables (épithélium sectionné selon l'axe des cellules) conduit à montrer que les photorécepteurs rudimentaires sont affectés par la formation de fluorophores. Le segment interne est fluorescent (Pl. XLVIII, 2, 3) mais très rapidement la région proximale (2/3) de cet article reste jaune, pour s'atténuer ensuite. Il en est de même pour le cytoplasme du corps cellulaire (Pl. XLVIII, 2, 3). Le prolongement qui, selon les cas, atteint - ou non - la limitante basale, montre également une fluorescence jaune (Pl. XLVIII, 2, 3). Les espaces entre les PRS, correspondant essentiellement aux cellules "interstitielles" (CHAPITRE II) n'apparaissent pas fluorescents (Pl. XLVIII, 2, 3). Cette localisation du jaune correspond étroitement aux réactions positives obtenues par les méthodes précédentes, généralement appliquées aux cellules entérochromaffines.

#### 2 - Lacerta muralis (5 individus).

De même que pour l'espèce précédente, et en accord avec Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967), l'intense fluorescence jaune est localisée dans l'épithélium épiphysaire (Pl. XLVIII, 4). Mais, contrairement à ces auteurs et conformément aux données de Collin (1967 d), nous parvenons à une localisation cellulaire et la 5-HT.

Comme chez Lacerta viridis, ce sont les PRS qui sont affectés par une fluorescence jaune, labile (Pl. XLVIII, 6). A l'exposition au rayonnement U.V., le jaune forme le plus souvent un liseré assez réduit dans la région supranucléaire des PRS (Pl. XLVIII, 6). La fluorescence est également située dans le cytoplasme du corps cellulaire (Pl. XLVIII, 6). Elle est particulièrement développée dans les pédicules basaux (Pl. XLVIII, 6) des PRS. De tels pédicules, qui atteignent plus régulièrement la membrane basale que ceux de Lacerta viridis, présentent des renflements riches en indolamines du type 5-HT.

#### 3 - Tarentola mauritanica (4 exemplaires).

Chaque individu a été traité en même temps qu'un exemplaire de Lacerta (viridis ou muralis). L'inclusion est réalisée dans le même bloc de paraffine, de telle sorte que chaque coupe contienne, côte à côte, l'épiphyse de Lacerta et de Tarentola. Pour Tarentola (les animaux sont toujours sacrifiés au début de l'après-midi), il n'y a aucune fluorescence jaune (Pl. XLVIII, 5) susceptible d'indiquer la présence de 5-HT, alors que Lacerta montre les caractères ci-dessus exposés.

#### 4 - Anguis fragilis (5 exemplaires).

L'épiphyse de chacun de ces Lézards est traitée en même temps que celle de Lacerta. L'épithélium de quatre individus est dépourvu de fluorescence jaune. Un seul exemplaire montre des croissants jaunâtres, dans le quart apical de cellules qui ne peuvent être déterminées avec certitude, mais qui pourraient correspondre à la région golgienne de photorécepteurs rudimentaires. A la suite d'injections, à des doses élevées de réserpine (voir la suite), aucune modification n'est apparue. Ainsi, nous ne pourrions conclure que ce type de fluorescence est à assimiler à des produits de condensation de la 5-HT.



Pour Lacerta viridis : il faut remarquer une réaction négative au niveau des régions du cerveau, voisines de l'épiphyse, et une réaction positive, régulièrement localisée au niveau de certaines zones de l'épithélium épiphysaire. A l'échelle cellulaire, les réactions sont positives au niveau des P.R.S. facilement identifiables avec l'habitude. Pour les P.R.S., la réactivité apparaît dans la région supranucléaire, sur une bande plus ou moins large - mais, ne dépassant pas les 2/3 du segment interne. Elle s'enregistre également au niveau du corps cellulaire où elle est peu développée à cause de la mince pellicule cytoplasmique. Enfin, elle est très nette dans le cône d'émergence du pédicule et constitue de minces bandes dans les régions terminales du pédicule qui atteint ou non la limitante basale. Cette localisation des réactions positives correspond étroitement à l'emplacement des concentrations des grains de sécrétion (= granules élémentaires), démontrées pour les PRS (CHAPITRE III). Dans la partie distale du segment interne, où les grains de sécrétion ne forment pas de concentrations, aucune réaction ne se constate.

Chez Lacerta muralis : les remarques d'ordre général à propos de L. viridis sont encore valables ici. Cependant, il existe quelques différences au niveau des PRS de ce Léopard. Les réactions sont positives dans la région supranucléaire du segment interne, mais il s'agit, le plus souvent, d'un mince liseré. Le cytoplasme du corps cellulaire montre également une réaction positive, mais celle-ci est plus développée au niveau des pédicules basaux - qui apparaissent plus gonflés que chez L. viridis. Comme chez L. viridis, une corrélation entre la localisation des grains de sécrétion et les réactions histochimiques est à souligner.

## B - LOCALISATION DE LA SÉROTONINE EPIPHYSAIRE DES LACERTILIENS PAR LA METHODE DE FALCK ET HILLARP.

La recherche des monoamines, en fluorescence ultraviolette, est actuellement reconnue comme hautement spécifique. Développée pour l'histochimie (CHAPITRE I), elle est basée sur le principe que les monoamines, dans une couche protéique sèche, peuvent, après un traitement aux vapeurs de formaldéhyde, être transformées en produits de condensation (fluorophores) très fluorescents. Les catécholamines (dopamine, noradrénaline, adrénaline), la sérotonine et quelques-uns de leurs précurseurs immédiats (DOPA, et 5-HTP), peuvent être révélés par les produits de condensation qui sont fluorescents en lumière U.V.

Les caractéristiques spectrales et de fluorescence sont les suivantes :

- Catécholamines : excitation/émission : 410 mμ/480 μ. Fluorescence verte à jaune-verte.

- Sérotonine : excitation/émission : 410 mμ/525 μ. Fluorescence jaune.

Cette méthode remplace avantageusement, par sa spécificité et sa sensibilité, celles que nous avons utilisées antérieurement (voir aussi Collin, 1967 d).

Le protocole expérimental a été exposé précédemment (CHAPITRE I). Il est fait appel aux quatre espèces suivantes de Lacertiliens : Lacerta viridis, Lacerta muralis, Anguis fragilis et Tarentola mauritanica. Les animaux sont étudiés en été (début septembre) et sont soumis à une photopériode naturelle.

Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967) ont déjà montré par la même technique chez Lacerta viridis, Lacerta muralis et Natrix natrix que "les cellules épithéliales des deux genres montrent une fluorescence jaune en accord avec les résultats biochimiques sur la présence de 5-HT". De plus, ces auteurs constatent qu'un prétraitement à la réserpine est responsable d'une perte d'une bonne partie de la fluorescence. Un prétraitement à l'iproniazide seule ou accompagnée de 5-hydroxytryptophane ou de DL-DOPA peut augmenter la fluorescence jaune.

Les résultats exposés ici (qui ont été brièvement résumés dans une publication

La localisation des indolamines reste imprécise chez les Mammifères. Nombreux auteurs ont montré, grâce à la microscopie électronique, l'existence de deux types cellulaires, à côté des terminaisons orthosympathiques. Il s'agit des cellules principales (= pinéalo-cytes) et des cellules "interstitielles" (= cellules gliales). Mais, les intrications cellulaires sont telles que les histochimistes rapportent généralement des réactions positives pour les indolamines, au niveau du parenchyme ou des pinéalo-cytes (pris au sens large c'est-à-dire cellules épiphysaires).

Par le fait que l'épiphyse de certains Sauropsidés n'a pas encore atteint le stade compact, l'étude histochimique se trouve facilitée par une complexité moindre. Les Lacertiliens qui, par ailleurs, montrent des variations ultrastructurales intéressantes pour les cellules de la lignée sensorielle, constituent alors un matériel de choix.

A la suite des données biochimiques de Quay et Wilhoft (1964) se rapportant à des Reptiles américains, il était permis de soupçonner la présence de sérotonine chez les Lacertiliens européens. Le problème de leur localisation cellulaire a été abordé par plusieurs techniques.

- Démonstration de la 5-HT par les méthodes utilisées pour les cellules entérochromaffines du tractus gastrointestinal. Les recherches d'Erspamer (1940-1952) ont permis de conclure à l'existence d'entéramine (ou sérotonine) dans ces mêmes cellules. Le travail de Penttillä (1966) montre la concordance des réactions histochimiques classiques (Réactions argyrophile, argentaffine etc...) avec celles obtenues en fluorescence ultraviolette (Falck et Hillarp).

- Démonstration par la technique de Falck et Hillarp (Falck et coll., 1962; Falck et Owman, 1965).

#### A - REACTIONS DES CELLULES ENTEROCHROMAFFINES (COLLIN, 1967 d).

Pour être utilisées avec succès, ces réactions nécessitent cependant des données biochimiques. Leur degré de spécificité est discuté dans les traités d'histochimie de Lison (1960), Barka et Anderson (1965), Martoja et Martoja (1967).

Parmi les nombreuses réactions disponibles, nous avons retenu (CHAPITRE I) :

- La réaction argentaffine : procédé de Masson (1914) aus sels d'argentamine.
- La réaction de condensation par le p-diméthylaminobenzaldéhyde (Adams, 1957).
- La copulation avec un sel de diazonium à pH alcalin (Technique de Lison, 1931, variante de Gomori, 1958).
- La démonstration par le diazo de la safranine. Procédé de Lillie, Burtner et Henson, 1953.

Les épiphyses de cinq espèces de Lacertiliens ont été testées par ces méthodes : Lacerta viridis, Lacerta muralis, Anguis fragilis, Tarentola mauritanica, Chalcides striatus. Les animaux ont été sacrifiés, en plusieurs lots, aux mois de mai et juin. L'épiphyse est toujours prélevée avec les régions adjacentes du cerveau. Des fixations sont réalisées parallèlement, pour les recherches ultrastructurales. Pour les réactions histochimiques, les pièces sont fixées selon recommandations des auteurs (formaldéhyde) ou encore selon Solcia et Sampietro (1967) à la glutaraldéhyde 6 % tamponnée selon Sørensen (phosphate 0,1 M; pH 7.4) pendant 4, 10 ou 24 heures. De la même façon que Solcia et Sampietro pour les cellules entérochromaffines, nous obtenons des réactions positives bien plus intenses, après une fixation à la glutaraldéhyde.

Résultats: Quels que soient les tests appliqués, la localisation des réactions positives, en faveur de la sérotonine, est toujours identique (Fig. 5).

Pour Anguis, Tarentola, Chalcides : les réactions sont toujours négatives au niveau de l'épiphyse et dans les régions du cerveau, voisines de l'organe pinéal.

possède des propriétés adrénocorticotropes (adrénoglomérulotropes) : augmentation de l'aldostérone et de la 18-hydroxycorticostérone.

Enfin, nous rappellerons que la synthèse de la mélatonine ne peut être réalisée qu'à partir de la sérotonine.

### 3 - 5-METHOXYTRYPTOPHOL.

Mc Isaac et coll. (1964, 1965) le considèrent comme responsable de propriétés antigonodotropes; il serait plus actif que la mélatonine.

## C - L'ORIENTATION DES RECHERCHES HISTOCHIMIQUES ET CYTOPHYSIOLOGIQUES.

A partir des données biochimiques actuelles, le cytophysiologiste est amené à orienter ses recherches, selon deux voies : celle des peptides et des dérivés indoliques, comme si l'épiphyse possédait à la fois des propriétés neurosécrétoires (le neurosécrétat = un complexe protéique) et neurohormonales (synthèse des dérivés indoliques). Il faut encore se demander, si certains dérivés indoliques ne sont pas tout simplement liés à des peptides.

Quel est alors le (ou les ?) type cellulaire engagé dans la synthèse ou le stockage de telles substances ?

Les mécanismes de la synthèse protéique, à l'échelle cellulaire, sont relativement bien connus pour les cellules glandulaires en général : ils ont reçu de nombreuses et brillantes confirmations par les techniques radioautographiques.

Nos propres recherches cytologiques et histochimiques s'inspirent donc de toutes ces données.

Pour l'ensemble des Vertébrés, il faut faire remarquer que, jusqu'en 1965, seul Vivien (1964 a, 1965) avait apporté des preuves cytologiques convaincantes d'une activité sécrétoire, au niveau des pinéaloctes de l'Ophidien Tropidonotus.

## II. - CRITERES HISTOCHIMIQUES CHEZ LES LACERTILIENS (RECHERCHES QUALITATIVES DES INDOLAMINES).

Nous avons appliqué certaines techniques utilisées pour la mise en évidence des neurosécrétions :

- Hématoxyline chromique-phloxine.
- Fuchsine-paraldéhyde  
(voir Gabe, 1967).

Chez Lacerta, Ariëns Kappers (1966, 1967) colore par la fuchsine paraldéhyde les cellules ganglionnaires. De notre côté, tant chez Lacerta viridis que chez Testudo hermanni (Lutz et Collin, 1967), nous avons obtenu une réaction FA + au niveau du coagulum de la lumière épiphysaire et de l'épithélium. Cette coloration, difficile à interpréter, ne peut cependant être considérée comme l'image d'une sécrétion apocrine des cellules épiphysaires. La fuchsine (CHAPITRE III) colore également des lysosomes. Contrairement à Combescot et Demaret (1963), chez une Tortue, aucun indice n'autorise encore à évoquer la présence de neurosécrétions. Avec l'hématoxyline chromique-phloxine, les résultats sont du même ordre pour le coagulum.

Ces échecs nous ont alors incité à nous pencher sur la mise en évidence des monoamines (= amines biogènes ou amines neuro-humorales) dont l'existence a été prouvée biochimiquement dans la glande pinéale de certains Vertébrés supérieurs.



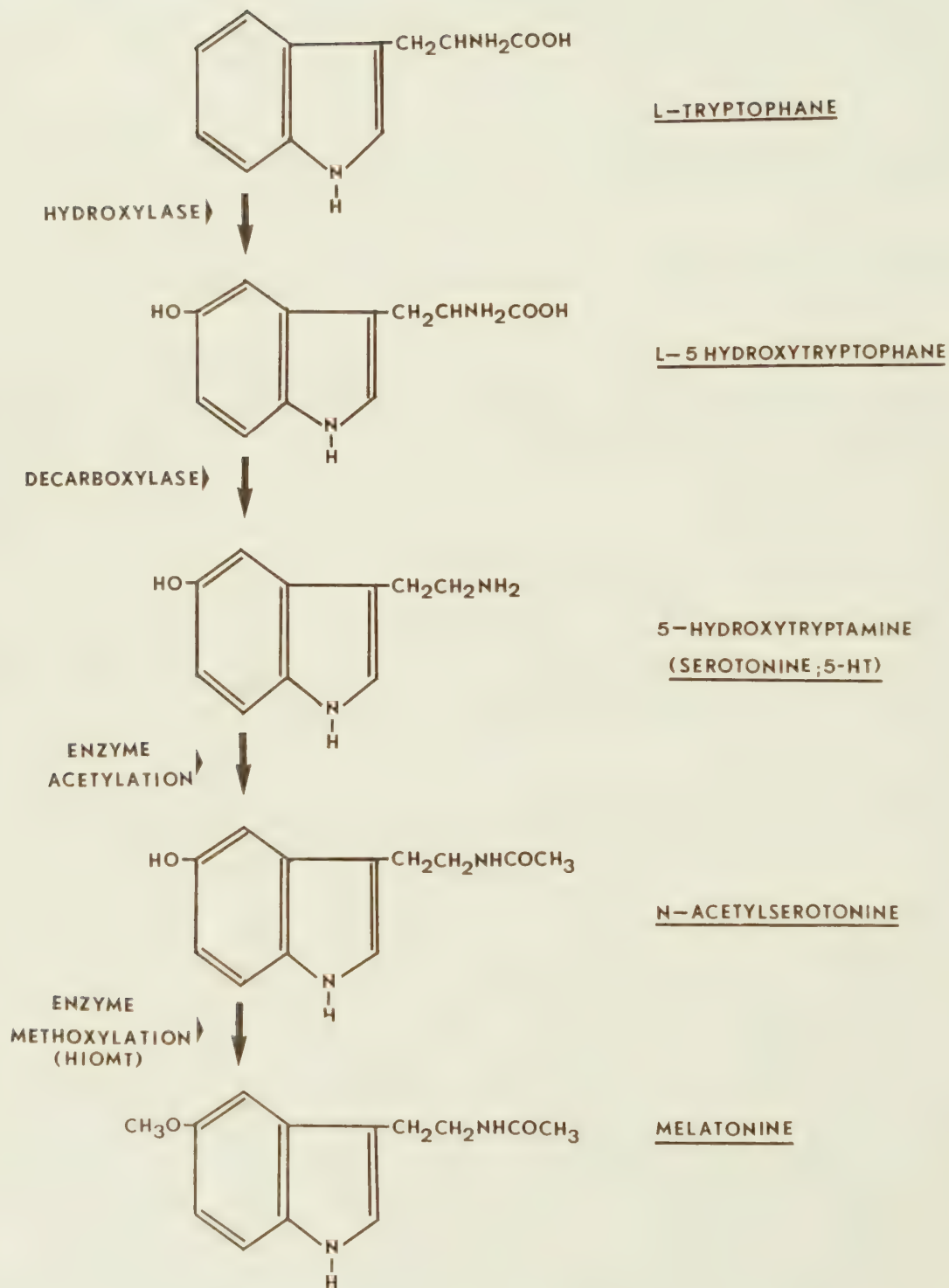


FIGURE 11.

BIOSYNTHESE DE LA SEROTONINE (5-HT) ET DE LA MELATONINE  
A PARTIR DU L-TRYPTOPHANE.

tes sont bien connues : tryptophane-décarboxylasiques, monoaminoxidasiques et méthyltransférasiques. Le précurseur des composés indoliques est le L-tryptophane, acide aminé banal. La figure 11 montre la série des transformations. Sous l'action d'une TPH (tryptophane hydroxylase), le L-tryptophane est transformé en L-5-hydroxytryptophane, lui-même à l'origine de la 5-hydroxytryptamine (= 5-HT ou 5-hydroxytryptamine ou sérotonine), grâce à la 5-HTPD (= 5 hydroxytryptophane décarboxylase). La glande pinéale est très riche en sérotonine chez les Vertébrés supérieurs. On doit rappeler que la sérotonine est très ubiquiste (Revue de Bauchau, 1968), ce qui n'est pas le cas pour les dérivés de la sérotonine.

A partir de la sérotonine, deux voies métaboliques sont connues :

- La voie de biosynthèse : la sérotonine, grâce à une enzyme d'acétylation, est transformée en N-acétylsérotonine. C'est la N-acétylation de la sérotonine. La mélatonine (= N acétyl, 5 méthoxytryptamine) découverte par Lerner et coll. (1958) très spécifique de la glande pinéale, dérive de la N-acétyl sérotonine par O-méthylation grâce à l'hydroxy-indole-O-méthyl transférase (= HIOMT), découverte par Axelrod et Weissbach (1960, 1961) et qui n'est active qu'en présence d'adénosylméthionine (Fig. 11).

- La voie catabolique : sous l'action des monoamines-oxydases (tryptaminoxydases) et de déhydrogénases, la sérotonine est successivement dégradée en acide 5-hydroxy-indol-acétique puis en acide 5-méthoxy-indol-acétique, éliminés dans l'urine.

- Enfin Mc Isaac et coll. (1964, 1965) reconnaissent la présence de 5-hydroxytryptophols qui peuvent être transformés, sous l'effet d'activités méthyltransférasiques, en 5-méthoxytryptophols, substances qui paraissent biologiquement actives.

Les activités biologiques des dérivés indoliques - et plus particulièrement la mélatonine, la sérotonine et les 5-méthoxytryptophols - ont été testées au cours de ces dernières années.

## 1 - LA MELATONINE.

Tous les auteurs lui reconnaissent unanimement son action sur la dynamique des chromatophores. C'est la substance la plus active à provoquer l'éclaircissement de la peau de Batracien. Son action est opposée à celle des hormones mélanotropes hypophysaires ( $\alpha$  et  $\beta$  MSH).

Selon Rahamimoff et coll. (1965), Quastel et coll. (1965), elle diminue les contractions des muscles lisses et aurait ainsi une action anti-sérotonine. C'est un exemple d'action compétitive entre deux dérivés indoliques.

Wurtman, Axelrod et coll., depuis 1963, lui accordent des propriétés antigonadotropes et Franchimont (1964) apporte son appui à cette conception. Néanmoins, plusieurs chercheurs sont plus nuancés ou s'opposent à cette façon de voir (Ariëns Kappers, 1962; Ebels et Prop, 1965; Moszkowska, 1965; Thiéblot, Berthelay et Blaise, 1966).

L'intervention de la mélatonine, dans l'activité freinatrice de l'épiphyse sur la thyroïde, a été soupçonnée par Baschieri et coll. (1963). Ces faits sont néanmoins contredits par Thiéblot et coll. (1965).

En conclusion, si le rôle de la mélatonine paraît être établi en ce qui concerne son action anti-MSH, son activité sur les glandes endocrines fait l'objet de contradictions.

## 2 - LA SEROTONINE.

Un certain nombre de propriétés sont attribuées à la sérotonine : voir revue de Bauchau, 1968.

Si son action sur la dynamique des chromatophores est reconnue, elle agit cependant à des doses beaucoup plus élevées que celles de la mélatonine.

Farell et Mc Isaac (1961) ont mis en évidence une "adrenoglomerulotrophine" qu'ils attribuent à un produit de cyclisation de la mélatonine. Mais cette substance s'avère inefficace in vitro, et Jouan (1968; voir aussi ses travaux antérieurs) pense que la sérotonine



Les processus sécrétoires, détectés dans les cellules de type photorécepteur (ty-pique ou rudimentaire), nous ont incité, dès 1967, à rechercher la nature des sécrétions. Nos investigations sont orientées en fonction des données biochimiques et des possibilités techni-ques actuelles.

Une synthèse bibliographique permet de conclure à l'existence de deux groupes de substances actives :

- les dérivés indoliques
- les composés peptidiques.

Si les dérivés indoliques commencent à être bien connus sur le plan biochimique, leurs propriétés biologiques restent, dans plusieurs cas, controversées. Quant aux peptides, leur isolement ne paraît pas assez avancé pour qu'on puisse leur assigner un rôle précis.

#### A - LES COMPOSES PEPTIDIQUES.

Les recherches effectuées, au niveau du complexe diencephalique ventral, ont vrai-semblablement influencé l'isolement de principes dont la nature est polypeptidique.

Ainsi, pour Thiéblot et Blaise (1963), le facteur antigonadotrope épiphysaire corres-pondrait à un polypeptide lié à un copule glucidique. Récemment, Thiéblot et Coll. (1967) iso-lent des extraits à action antigonadotrope : il s'agit de cinq composés peptidiques, dépourvus de mélatonine, pour lesquels il n'est pas possible de préciser s'ils sont tous nécessaires à la fonction antigonadotrope.

Reiss et coll. (1963) fractionnent des facteurs, inhibiteur (polypeptide) et stimulant (structure protéique) des gonades.

Ebels, Moszkowska, Scemama (1965) mettent en évidence deux facteurs de nature peptidique dont l'un augmente l'excrétion FSH (in vitro) et l'autre l'inhibe.

Milcou et coll. (1963) trouvent un glycopeptide - "la pinéaline" - ayant des pro-priétés hypoglycémiantes. De plus, Milcou et coll. (1963) isolent 2 peptides à propriétés pressique et ocytotique.

Enfin, Jouan et coll. (1968) montrent l'existence de peptides ayant des caractères acides, neutres et basiques (13 fractions peptidiques) dont les propriétés biologiques ne sont pas encore testées.

Nous ne sommes pas en mesure de discuter ces résultats acquis chez les Mammi-fères, mais il semblerait, comme l'a déjà mentionné Jouan (1968), que les "travaux d'isole-ment des peptides ne soient pas suffisamment avancés pour établir avec conviction leur res-ponsabilité".

#### B - LES DERIVES INDOLIQUES.

La nature des dérivés indoliques est beaucoup mieux connue que celle des peptides, mais leur mode d'action fait l'objet de nombreuses contradictions. Leur existence, dans l'épi-physe, reste cependant généralement admise.

La glande pinéale contient une grande variété d'enzymes lui permettant de réaliser à la fois la biosynthèse et le catabolisme des dérivés indoliques. Dans de nombreux travaux, il a été établi que cette synthèse est sous le contrôle de rythmes circadiens (voir pour plus de précisions les revues d'Arvy - 1966 - et de Jouan, 1968 a, b) et que la synthèse de cer-taines enzymes suit également celle des cycles circadiens. Les activités enzymatiques suivan-

## CHAPITRE V.

### CRITERES CYTOLOGIQUES ET HISTOCHIMIQUES D'UNE ACTIVITE SECRETOIRE DES CELLULES DE LA SERIE SENSORIELLE.

"Raisonnant par analogie, certains auteurs pensent que l'épiphyse doit être intégrée dans un système neuro-sécréteur épithalamo-épiphyssaire dans lequel elle jouerait le rôle d'organe de stockage et de libération des substances actives à l'image de l'hypophyse et du système hypothalamo-hypophysaire. A ce titre il est possible que l'orientation donnée jusqu'ici aux recherches sur le rôle de la glande pinéale soit sujette à révision. Il serait peut-être judicieux de rechercher son action "primaire" au niveau des centres nerveux supérieurs, sur lesquels elle interviendrait par l'intermédiaire des dérivés indoliques pour en modifier le fonctionnement, déclenchant ainsi une sorte de réaction en chaîne dont les derniers maillons seraient constitués par les glandes endocrines ...

... On peut raisonnablement penser, qu'en son absence, des phénomènes de compensation interviennent surtout si son rôle est lié à la présence de dérivés indoliques tels que la sérotonine ou les tryptophols qui ne sont pas exclusivement synthétisés par elle".

P. JOUAN 1968.

#### I. - LES DONNEES BIOCHIMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES.

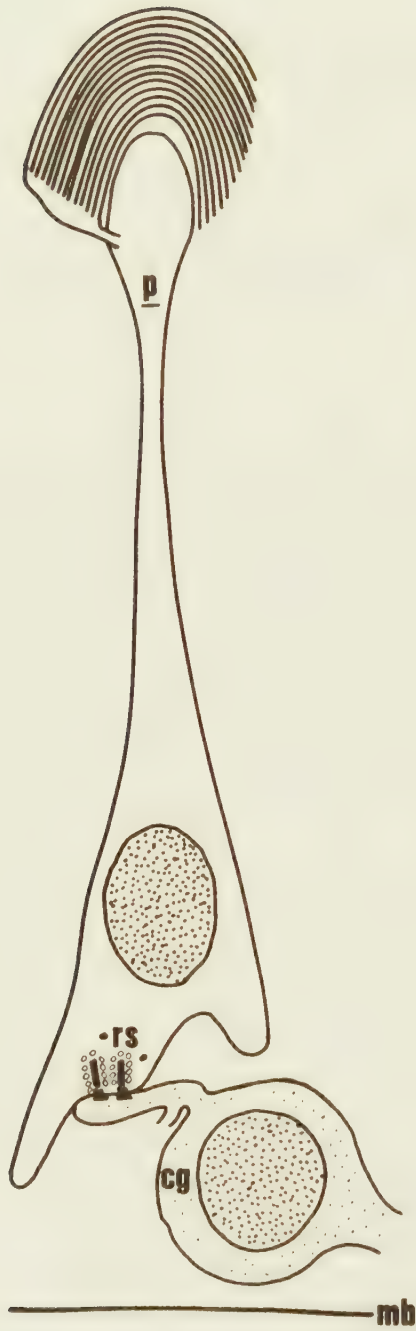
Actuellement, de nombreux auteurs reconnaissent l'existence de corrélations entre l'épiphyse et les glandes endocrines : corrélations avec l'hypophyse, la thyroïde, les surrénales et les gonades. L'antagonisme de l'organe pinéal et des gonades est le mieux connu.

Le détail des moyens, permettant de définir les aspects physiologiques, ne sera pas abordé ici. Il s'agit en effet d'une importante littérature qui a fait l'objet d'excellentes mises au point auxquelles le lecteur peut se reporter (Kitay et Altschule, 1954; Thiéblot et Le Bars, 1955; Moreau, 1964; Ariëns Kappers et Schadé, 1965; Arvy, 1966; Jouan, 1968).

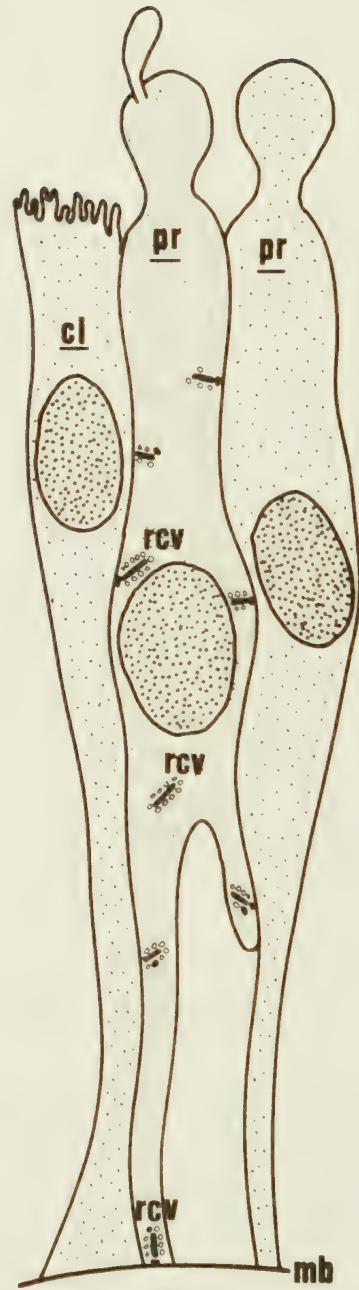
Retiendront plus particulièrement notre attention, la nature et le mode d'action des principes épiphysaires qui ont été isolés jusqu'ici. En effet, contrairement à d'autres glandes endocrines, les investigations sur l'épiphyse n'ont pas encore permis aux cytophysiologistes d'identifier le type cellulaire, engagé dans la synthèse de tel peptide ou de telle indolamine.







a  
lampetra



b  
vanellus

FIGURE 10.

LOCALISATION DES DIFFERENCIATIONS "SYNAPTiques" DANS LES PHOTORECEPTEURS  
DE LAMPETRA ET LES PHOTORECEPTEURS RUDIMENTAIRES DE VANELLUS.

a : Rs : rubans synaptiques somato-dendritiques dans les photorécepteurs (P) de Lampetra.

b : Rcv : rubans (circons crits par des vésicules) somato-somatiques dans les photorécepteurs rudimentaires (PR) de Vanellus.

Cg : cellule ganglionnaire; Ci : cellule "interstitielle"; Mb : membrane basale.







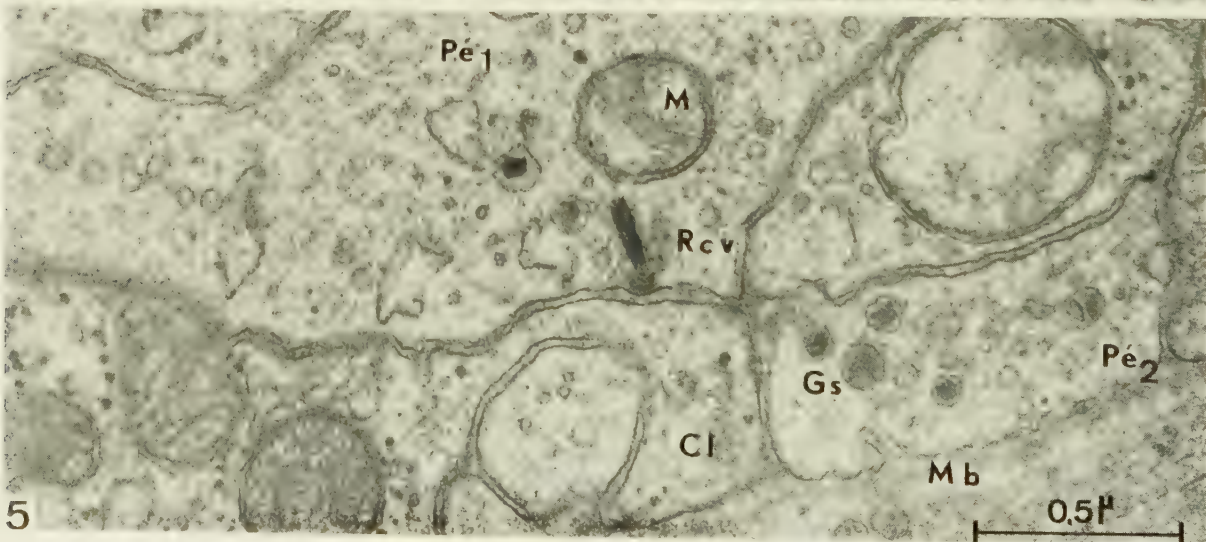
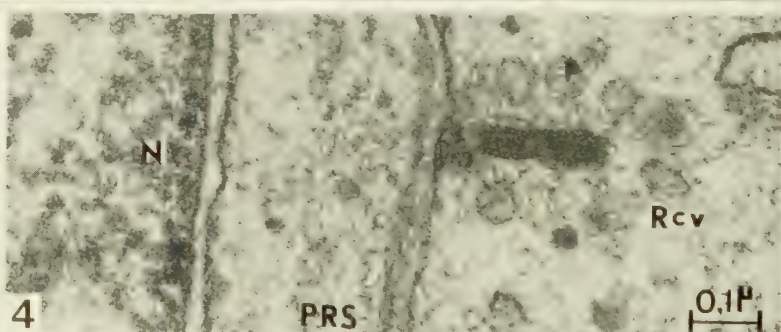
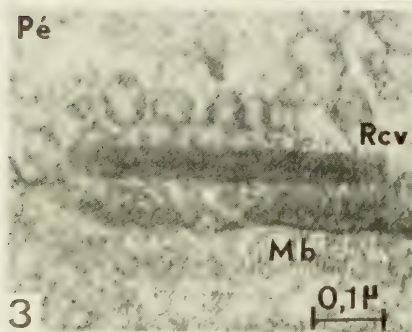


PLANCHE XLIII.

RUBANS CIRCONSCRITS PAR DES VESICULES DANS LES PEDICULES DES PRS DE VANELLUS  
VANELLUS.

(Exemplaire unique âgé d'au moins un an-printemps -).

Fig. 1 - (X 31 000).

Un pédicule (Pé) repose sur la membrane basale (Mb) d'un follicule épiphysaire. Un ruban circonscrit par des vésicules (Rcv) est également situé contre la membrane basale. Cette localisation inhabituelle des rubans ne permet pas de définir une synapse typique neurosensorielle.

(E : endothélium; Ep : espace péricapillaire; Ery : érythrocyte).

Fig. 2 - (X 27 500).

Dans les PRS, il est commun de rencontrer, quelle que soit la région considérée, des rubans circonscrits par des vésicules (Rcv), dépourvus de rapports apparents avec des membranes. Ici, un tel ruban est localisé dans la région terminale d'un pédicule basal (Pé). Au voisinage, une cellule "interstitielle" (CI) est riche en glycogène particulaire (Ery : érythrocyte dans un capillaire).

Fig. 3 - (X 100 000).

Le ruban circonscrit par des vésicules (Rcv) de la fig. 1, s'applique parallèlement à la membrane basale (Mb). Le hyaloplasme situé entre la membrane basale et le ruban est densifié.

Fig. 4 - (X 96 000).

Contact somato-somatique au niveau des corps cellulaires de deux PRS. Dans le prolongement d'un ruban circonscrit (Rcv) par des vésicules et contre la membrane, observer une zone de densification hyaloplasmique.

(N : noyau de PRS).

Fig. 5 - (X 55 000).

Dans un pédicule (Pé<sub>1</sub>) de PRS, un ruban, circonscrit par des vésicules (Rcv) et des grains de sécrétion, est en contact somato-somatique (PRS-cellule "interstitielle" = CI). Dans un autre pédicule (Pé<sub>2</sub>), des grains de sécrétion (Gs) et des vésicules de type Vp, libres et d'aspect semblable à celles qui entourent les rubans.

(M : mitochondrie; Mb : membrane basale).



### 3 - Chez Vanellus (Collin, 1968 c) (Fig. 10).

L'examen des régions proximale, moyenne et distale épiphysaire de cet Oiseau, permet de rencontrer d'abondantes formations qui rappellent des rubans synaptiques. Mais elles ne peuvent être considérées comme se rapportant à des connexions synaptiques. Leur localisation cellulaire est inhabituelle. En effet, chez les Chéloniens, les Lacertiliens et Coturnix, elles sont situées dans le pédicule basal. Ici, elles sont localisées dans le segment interne, le corps cellulaire et le pédicule basal. Chaque ruban est limité par une membrane unitaire de 70 Å d'épaisseur (Pl. XLIII, 3, 4, 5) et est traversé dans sa région médiane et longitudinale par une membrane de structure et dimension identiques à celle qui est enveloppante. La matrice qui apparaît entre les 3 membranes est plus ou moins dense, mais toujours plus sombre que le hyaloplasme avoisinant. Une telle ultrastructure est rarement apparente chez Lampetra, à cause d'une plus forte densité de l'espace compris entre les membranes. Les vésicules claires (400 Å de diamètre moyen) "jouxant" un ruban sont numériquement variables, mais elles sont généralement moins nombreuses que les vésicules synaptiques de Lampetra. Des grains denses, semblables aux grains de sécrétion (500 à 1300 Å) et dérivant probablement de l'appareil de Golgi des PRS, peuvent être insérés entre les vésicules. Les rubans et constituants vésiculaires apparaissent, soit libres dans le hyaloplasme (Pl. XLIII, 2), soit plus fréquemment adjacents aux membranes des PRS (Pl. XLIII, 4, 5). Contrairement à l'épiphyse de Lampetra ou de Lacerta, il n'est pas encore possible d'assurer l'existence de cellules ganglionnaires, de sorte qu'une localisation des rubans, au voisinage de contacts somato-dendritiques, ne peut être affirmée. Par contre, la présence de rubans, attenants aux contacts somato-somatiques suivants, peut être garantie :

- segment interne - segment interne de PRS (Collin, 1968 a, fig. 5) (Pl. XLII, 4).
- corps cellulaire - corps cellulaire de PRS.
- pédicule - pédicule de PRS.
- segment interne de PRS - région nucléaire de cellule "interstitielle" de type épendymaire (= C.I.).
- corps cellulaire de PRS - région basale de C.I.
- pédicule de PRS - région basale de C.I. (Pl. XLIII, 5).
- corps cellulaire de PRS - région nucléaire de C.I. (Collin, 1968 a, fig. 8).
- pédicule de PRS - région nucléaire de C.I. (Collin, 1968 a, fig. 7).
- enfin plus rarement : pédicule de PR - membrane basale périfolliculaire et espace périvasculaire (Pl. XLIII, 1, 3).

Lorsque les rubans sont "adjacents" aux membranes des PRS, une zone de densification est parfois présente entre le ruban et la membrane du PRS (Pl. XLIII, 4, 5). Très souvent, elle est tout à fait comparable à l' "arciform density" de Ladman (1958) pour les yeux latéraux (Pl. XLIII, 5). Une telle densification se retrouve également lorsque le "contact" a lieu avec la membrane basale (Pl. XLIII, 3).

Si de telles formations rappellent les rubans synaptiques de cellules sensorielles de Vertébrés (voir discussion antérieure pour Lampetra), elles en diffèrent par leur localisation, d'une part, et par l'absence de certaines différenciations, d'autre part. Cependant, elles restent, sur de nombreux points, comparables aux "vesicle-crowned rodlets" ou "lamellae" (= V.C.L.) qui ont été démontrés dans les pinéalocytes des Mammifères (Arstila et Hopsu, 1964; Hopsu et Arstila, 1965; Wolfe, 1965; Arstila, 1967; Wartenberg, 1968; Collin, chez le Hamster). Arstila ne réussit pas à mettre en évidence, à leur niveau, une activité acétylcholinestérasique et suggère qu'elles pourraient servir de "specific realising mechanism for unknown secretory substance". Une telle conception a été plus récemment admise par Vivien-Roels (1969) et Petit (1969), chez des Reptiles (Pseudemys et Anguis).

Cette localisation atypique des rubans n'est pas spécifique des cellules de la lignée sensorielle de l'organe pinéal. Yamada et Ishikawa (1967) ont reconnu des "rubans synaptiques", dans le segment interne des photorécepteurs des yeux latéraux d'Entosphenus japonicus. Enfin, tout récemment, Meiniel (1969 b) les a découverts dans les segments internes des cellules de type sensoriel de l'organe parapinéal de Lampetra planeri.

En conclusion, les Lacertiliens, étudiés jusqu'à ce jour, montrent donc une régression synaptique quantitative évidente, mais de rares connexions en rapport avec les photorécepteurs de type "P" méritent d'être prises en considération, malgré les insuffisances de leur diagnose.

## B - REGRESSION SYNAPTIQUE CHEZ LES CHELONIENS.

Vivien et Roels (1968), Vivien-Roels (1969) considèrent l'existence d'articulations synaptiques dans l'épiphyse proximale de Pseudemys. Les rapports somato-dendritiques ne sont pas encore établis avec certitude (Vivien-Roels, 1969) et les régions moyenne et rostrale de l'épiphyse montrent des signes de régression évidents (Vivien-Roels, 1969). Les différenciations "synaptiques" de Pseudemys correspondent, dans de nombreux cas, aux "rubans circonscrits par des vésicules" de Vanellus (Collin, 1968 a) ou d'Anguis (Petit, 1969). Leur présence est liée à celle de cellules pseudo-sensorielles pourvues "d'une ébauche très fruste de segment externe" (Vivien et Roels, 1967). Selon Collin (1968 a) et Petit (1969), dans la conception classique de la neurotransmission, le rôle de certains de ces éléments est très douteux.

Les recherches se rapportant à Testudo (pars intermedia et distalis) n'ont pas permis de rencontrer de connexions synaptiques typiques (Lutz et Collin, 1967). Les rubans accompagnés de vésicules sont très rares sur notre matériel (2 cas).

En résumé, les preuves de l'existence de synapses typiques restent à apporter chez les Chéloniens. Si de la lignée sensorielle, les photorécepteurs rudimentaires représentent les éléments prédominants, l'existence de rares photorécepteurs typiques reste très probable. La figure 13 de Vivien-Roels (1969) est à ce sujet suggestive. Cette façon de voir permet de concevoir l'existence de connexions fonctionnelles, (voir aussi Vivien et Roels, 1968). En considérant l'ensemble de ces données, les Chéloniens - au même titre que les Lacertiliens - représentent un matériel de choix pour l'étude cytochimique de la régression synaptique. Mais, déjà, une rudimentation synaptique importante semble pouvoir être assurée chez ces Reptiles.

## C - REGRESSION SYNAPTIQUE CHEZ LES OISEAUX.

Avec le problème des synapses, les mêmes contradictions que pour les cellules sensorielles (CHAPITRE III) se retrouvent chez l'Oiseau.

### 1 - Chez Pica (Collin, 1969 c).

Les nombreuses observations, à propos du pédicule basal des PRS, ne permettent pas de relater une quelconque différenciation synaptique. Comme chez Lacerta, le pédicule des PRS est asynaptique.

### 2 - Chez Coturnix.

De très rares rubans, entourés de vésicules, sont localisés dans les prolongements des pédicules et occupent une position somato-somatique ou voisine de la membrane basale.

#### IV. - LA REGRESSION DES SYNAPSES SENSITIVES DE TYPE RUBAN.

Dans le cadre de l'étude des dérivés pariétaux, l'organe pinéal de Lampetra a montré, jusqu'ici, le maximum de différenciations synaptiques. D'une façon générale, quel que soit le type de synapse, la signification fonctionnelle des différenciations n'est pas définitivement élucidée, mais on admet qu'elles sont impliquées dans la neurotransmission. Afin de définir les connexions, la majorité des auteurs s'accorde pour reconnaître qu'un ensemble de critères morphologiques est nécessaire. Les critères - que nous avons établis pour Lampetra - nous serviront de base, actuellement, pour essayer de saisir les modalités de la régression synaptique.

Suite à l'examen d'un matériel varié (Lacerta viridis et muralis, Pica et plus accessoirement de Testudo, Tarentola, Anguis, Seps, Coturnix, Meleagris, Vanellus, Turdus, Sturnus), nous étions en mesure de donner une première définition des photorécepteurs rudimentaires (Collin, 1967 d) et de préciser l'absence de synapses typiques entre les dendrites de rares cellules nerveuses et les prolongements cellulaires des PRS. Nos études ultérieures corroborent et précisent cette conception (Collin, 1968 a; 1969 b, c).

#### A - REGRESSION DES SYNAPSES CHEZ LES LACERTILIENS.

La présence de synapses, chez les Lacertiliens, est hautement probable, mais elle reste difficile à établir. Dans le cas où l'épiphyse présente encore des caractères sensoriels importants (pHORécepteurs typiques, cellules ganglionnaires), comme cela est peut-être le cas du Rhynchocéphale Sphenodon, survivant du Trias et du Jurassique, il est concevable de rencontrer des connexions voisines de celles de l'organe pinéal de Lampetra (Collin et Meinzel, 1968 a, b) ou de celles de l'oeil pariétal d'Anguis (Petit, 1968) ou de Lacerta muralis (Collin : observations préliminaires). Chez les Reptiles européens, la persistance de connexions, entre les photorécepteurs (comme les cellules "P") résiduels et de rares cellules ganglionnaires, ne peut être mise en doute. Mais, les seules preuves dont nous disposons actuellement correspondent à la présence de rubans et vésicules de type synaptique (3 cas), dans des prolongements présentant les mêmes caractères ultrastructuraux que ceux des pédicules des cellules "P" (CHAPITRE III). Les zones de densification pré- et postsynaptiques n'ont pu être observées; les rapports somato-dendritiques sont encore mal définis, à cause d'une mauvaise connaissance des procès dendritiques, appartenant aux cellules ganglionnaires. En d'autres termes, la présence de synapses reste probable pour les cellules "P", mais les caractères reconnus jusqu'ici sont insuffisants pour les établir (Collin, 1968 b). Les résultats obtenus actuellement par d'autres auteurs sont également insuffisants (Wartenberg et Baumgarten, 1968).

Au niveau des PRS de Lacerta, nous ne sommes jamais parvenu à démontrer l'existence de rubans synaptiques, malgré un très grand nombre de pédicules explorés. Ceci permet d'attester la régression synaptique de telles cellules.

Chez Anguis, des observations plus récentes confirment nos résultats de 1967 d. La présence de rares rubans circonscrits par des vésicules et des grains denses somato-somatiques (voir étude de Vanellus) s'accorde avec les observations de Petit (1969). Chez Chalcides se retrouve une situation très analogue. Mais l'examen de Tarentola n'a pas permis de révéler l'existence de tels rubans.



Par le fait que l'épiphyse des Anamniotes représente une sorte "d'oeil" - certes moins complexe que les yeux pairs - nous pouvons d'ores et déjà considérer que la jonction synaptique de type ruban, au même titre que les photorécepteurs et l'innervation, présente des analogies mais aussi des différences. Ainsi, il faut envisager les particularités, par comparaison avec les cellules rétiniennes, ce qui nous conduit, succinctement, à établir un parallèle entre les régions pré- et postsynaptiques et à examiner la pénétration dendritique dans la terminaison de la cellule sensorielle.

Les rubans et vésicules synaptiques ont été signalés par de nombreux auteurs au niveau des sphérules rétinien (Sjöstrand, 1956, 1958, 1961; De Robertis et Franchi, 1956; Carasso, 1957; Ladmann, 1958; De Robertis, 1964; Evans, 1966). Les rubans atteignent, selon le matériel considéré, des dimensions variables. Il en est de même pour les vésicules synaptiques, à propos desquelles des variations, en fonction des conditions physiologiques, ont pu être enregistrées. De forme sphérique ou ovale, elles atteignent les dimensions suivantes : 200 à 650 Å (De Robertis et Franchi, 1956), 400 à 500 Å (Carasso, 1957), 300 à 400 Å (Sjöstrand, 1958), 200 à 500 Å (Ladman, 1958), 300 à 500 Å pour les cônes et 500 à 600 Å pour les bâtonnets de la Grenouille (Evans, 1966). En ce qui concerne l'épiphyse de Rana, Kelly et Smith (1964) trouvent un diamètre moyen de 500 Å qui correspond aux mesures de Collin et Meinier (1968 a, Lampetra planeri) et Petit (1968 - oeil pariétal d'Anguis). Notons, à propos de Lampetra, qu'il est délicat d'établir la limite supérieure des vésicules : il est difficile de distinguer ce qui appartient au reticulum, sous forme de vésicules lisses, ou encore à l'évolution des grains denses (1000 Å de diamètre moyen) en vésicules claires (CHAPITRES III et VI).

Des zones de densification (qui correspondent aux "membrane thickenings"), au point d'affrontement des rubans synaptiques avec la membrane présynaptique, n'ont pas été observées régulièrement au niveau de la rétine. Cependant, Ladman (1958) a pu signaler une agrégation de matériel dense, située dans le cytoplasme du sphérule, qu'il nomme l' "arciform density". De Robertis (1964) note qu'à certains endroits, les membranes présentent de "légers épaisissements avec une densité accrue semblable à celle observée dans le système nerveux central". Evans (1966) retrouve l' "arcuate density" chez plusieurs espèces. Des différenciations localisées aux mêmes endroits, "les structures présynaptiques" (Barets et Szabo, 1962), sont également démontrées dans l'appareil synaptique des cellules sensorielles de l'ampoule de Lorenzini, chez la Torpille. D'une façon générale, de telles formations apparaissent assez polymorphes, et celles que nous avons mises en évidence, chez Lampetra, n'ont pas de forme bien définie, bien que, dans plusieurs cas, elles rappellent l' "arciform density" de Ladman. Chez la Lamproie, comme ailleurs, pour les synapses sensitives, les membranes synaptiques délimitent un intervalle synaptique : elles sont apposées et non en contact. L'intervalle qui les sépare (120 à 270 Å), correspond aux données d'autres auteurs pour les yeux latéraux - 80 à 200 Å (De Robertis et Franchi, 1956), 100 Å (Carasso, 1957), 100 Å (Sjöstrand, 1958), 200 à 300 Å (Ladman, 1958). Les structures filamenteuses de l'intervalle synaptique ne paraissent pas avoir été discernées dans la rétine des yeux latéraux.

Quant à la région postsynaptique, certains auteurs ont noté l'absence de vésicules (De Robertis et Franchi, 1956; Carasso, 1957). D'autres, au contraire, les remarquent, et Ladman (1958), chez le Rat et l'Opossum, considère qu'elles sont moins nombreuses que dans le sphérule. Chez Lampetra, se rencontrent, dans certains cas, des vésicules et plus rarement des petits grains denses, mais la signification de ces constituants reste actuellement énigmatique. Dans l'épiphyse de Rana pipiens, Kelly et Smith (1964) ont montré des rubans synaptiques, situés en face de terminaisons riches en vésicules, pour lesquelles il ne leur a pas été permis de déterminer l'origine sensorielle ou dendritique. Dans le cas de Lampetra, les différences de structure et de densité hyalooplasmique (après double fixation) qui existent entre les procès sensoriels et nerveux, et les prolongements des cellules "interstitielles", permettent de faire nettement la distinction et de considérer que les rubans sont toujours localisés à proximité des dendrites. Dans l'organe parapinéal de Lampetra, Meinier (1969 b) a

que à propos de la fonction sensorielle de l'épiphyse des Téléostéens. En considérant la position phylogénétique des Poissons de même que les résultats expérimentaux et cytologiques actuels, la présence de synapses est, pour nous, hautement probable chez les Téléostéens et les Sélaciens.

Par la technique de Romanes, Kelly et Van de Kamer (1960) ont pu suggérer la présence de jonctions synaptiques, chez le genre Rana. Ces faits sont corroborés et précisés, grâce à plusieurs investigations effectuées en microscopie électronique, tant au niveau de l'épiphyse que de l'organe frontal (Oksche et von Harnack, 1962, 1963; Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963, 1965 a; Eakin et coll., 1963; Kelly et Smith, 1964; Kelly, 1965; Ueck, 1968 b). Bien qu'il s'agisse vraisemblablement de synapses (dans certains cas tout au moins), le terme de synapse n'est pas toujours justifié. Comme nous le verrons ultérieurement, la seule présence de rubans et de vésicules n'est pas, à notre avis, suffisante pour définir une synapse. L'existence de rubans et de vésicules localisés à proximité d'une membrane basale (Arstila - 1967 - pour les pinéaloctes du Rat; Collin - 1968 a - pour les photorécepteurs rudimentaires du Vanneau; Fujie - 1968 - pour les "pinéaloctes" du Poulet; Vivien-Roels - 1969 - pour les cellules pseudo-sensorielles de Pseudemys; Petit - 1969 - pour les "pinéaloctes" de l'Orvet) est très intéressante et incite à la prudence. De plus, une localisation somato-somatique des rubans et vésicules est établie chez des Mammifères et des Oiseaux. Chez les Batraciens, la localisation somato-somatique des rubans et vésicules n'est pas toujours garantie (Eakin et coll., 1963; Kelly, 1965), ou bien les cellules ganglionnaires ne sont pas démontrées, avec certitude (Eakin et coll., 1963; Kelly et Smith, 1964).

Les résultats, apportés par l'électrophysiologie (Dodt et Heerd, 1962; Dodt et Jacobson, 1963; Dodt, 1964 a et b; Dodt et Morita, 1964; Morita et Dodt, 1965), constituent un faisceau d'arguments qui suggère que la fonction sensorielle est certainement encore bien développée, chez certains Anoures. La présence de synapses bien différenciées n'est pas douteuse, dans ce groupe. Cependant, elle mérite d'être reconsidérée.

Kelly et Smith (1964) ont été amenés à envisager deux types de synapses chez Rana pipiens. Le premier type est comparable à celui des cellules photoréceptrices des yeux pairs. Le second type est caractérisé, dans la région présynaptique, par la présence d'une "citerne subsynaptique", de vésicules synaptiques et l'absence de rubans. Dans notre matériel, nous n'avons trouvé aucune preuve justifiant des synapses du type "feed back". Il paraît d'ailleurs plus vraisemblable que les "cisternes subsynaptiques" soient à rapprocher des "sub-surface cisterns" (voir cellules ganglionnaires).

Peu de travaux sont consacrés aux Urodèles. Kelly (1965) décrit, chez les larves de Taricha, des zones synaptiques. L'examen du prolongement basal des photorécepteurs montre des rubans et des vésicules synaptiques. Cependant, les rapports de ces régions avec les zones post-synaptiques ne sont pas analysés. La régression ontogénétique des régions synaptiques constitue, à côté de celle des photorécepteurs, un fait très intéressant, en ce sens qu'il annonce la régression sensorielle chez les Amniotes.

Comme nous venons de le voir, bien que la présence de synapses soit hautement probable chez les Anoures, il restera à définir des différenciations, autres que les rubans et vésicules. Les zones de densification et les caractères de l'intervalle synaptique devront être précisés. De telles zones de densification pourraient être présentes, chez Rana pipiens, à en juger par la figure 10 de Kelly et Smith (1964).

S'il demeure actuellement délicat de préjuger de l'importance des zones de densification pré- et postsynaptiques, faute de données encore suffisantes dans les domaines cytochimiques et physiologiques, il est cependant, à noter que de nombreux auteurs en soulignent l'importance, pour définir une synapse (voir revue de Gray, 1966). Taxi (1965), après Palay, à propos d'autres connexions, en montre l'intérêt pour définir une synapse et justifier le concept de "zone active". De plus, les "thickenings" des membranes ont pu être observés par plusieurs auteurs au niveau de cellules sensorielles diverses.

Dans l'état actuel de ces recherches, il ne paraît pas invraisemblable que la seule démonstration de rubans, de vésicules synaptiques et de la zone de densification présynaptique soit insuffisante pour définir une activité synaptique. Mais, cette conception nécessite des supports expérimentaux.



structures filamenteuses (neurotubules et neurofilaments) n'apparaissent pas.

La différenciation postsynaptique, la plus typique, se rapporte à la zone de densification postsynaptique (Pl. XLII, 1, 2, 3, 4). Elle se rencontre dans 75 % des cas et est commune aux synapses de type chimique (Gray, 1966).

#### D - RAPPORTS PRESUMES DE PENETRATION DES PROLONGEMENTS DENDRITIQUES DANS LES REGIONS BASALES DES PHOTORECEPTEURS.

La pénétration dendritique, dans la terminaison de la cellule photoréceptrice, demeure un problème délicat parce que la technique des coupes sériées n'a pas été utilisée. Cependant, les nombreuses observations sont assez significatives : elles laissent supposer que les invaginations de la région terminale des photorécepteurs ne sont jamais bien importantes. Dans la majorité des cas, les procès dendritiques ne donnent pas l'impression de pénétrer, ou s'enfoncent peu dans la terminaison sensorielle (Pl. XLI; XLII). Une seule observation permet de considérer que le prolongement dendritique est enveloppé, de toutes parts, par le pédicule sensoriel. Cette situation est très différente de celle rencontrée dans les photorécepteurs rétinien où il est classique de considérer des synapses invaginées.

#### E - DISCUSSION.

Il est actuellement nécessaire de définir la synapse épiphysaire type, c'est-à-dire pleinement différenciée. Ceci doit permettre de mieux saisir l'involution synaptique, ontogénétique et phylogénétique, en rapport avec celle des photorécepteurs et de l'innervation efférente. Notre but est d'apporter une contribution à ce délicat problème en considérant que les Cyclostomes, par leur situation dans l'échelle zoologique, pourraient offrir un matériel d'étude favorable. Dans un premier temps, nous envisageons les aspects morphologiques à l'échelle ultrastructurale; les aspects cytochimiques comparés feront l'objet de recherches ultérieures.

Les résultats acquis pour Lampetra doivent être confrontés avec ceux obtenus au niveau de l'épiphyse et des yeux pairs des Vertébrés. Ce parallèle présente un double intérêt :

- montrer les particularités des connexions synaptiques de la larve de Lampetra planeri.

- attirer l'attention sur les aspects morphologiques nécessaires à la mise en évidence d'une synapse de type ruban.

#### . Comparaison avec les données sur l'épiphyse.

Chez les Poissons, les recherches consacrées au genre Salmo (Breucker et Horstmann, 1965) ou Phoxinus (Oksche et Kirschstein, 1966 b, 1967) ne conduisent pas à révéler la présence de synapses. Ces faits sont assez curieux puisque, sur les bases expérimentales, on attribue, tant chez la Truite (Dodt, 1963; Morita, 1966) que chez le Vairon (Frisch, 1911 a, b; Scharrer, 1928; De La Motte, 1964; Schäfer, 1964), une fonction sensorielle à l'épiphyse. Rüdeberg (1966, 1968 a et b), chez Mugil, Uranoscopus, Sardina, Scyliorhinus, ne réussit pas à mettre en évidence des synapses typiques. Chez Mugil, des structures "semblables à des desmosomes" pourraient correspondre à une involution synaptique, sans qu'il soit possible de considérer si cette régression est d'ordre ontogénétique ou phylogénétique. Chez Sardina (1968 a) et Scyliorhinus (1969 b), Rüdeberg décrit, sans pouvoir les localiser avec certitude, des organites synaptiques : vésicules et rubans. A partir de ces observations, l'auteur conclut, en 1968, qu'il n'existe pas de synapses de type normal. Il demeure quelque peu sceptique.



tique, est observée dans 85 % des cas : il n'est pas rare de détecter des contacts entre les vésicules synaptiques, qui bordent les rubans, et la zone de densification présynaptique (Pl. XLII, 3, 4). Dans l'état actuel de ces recherches, il est délicat d'expliquer la signification exacte de cette région, d'autant plus qu'il nous a été permis de la retrouver au niveau de "rubans circonscrits par des vésicules", à localisation somato-somatique, chez Vanellus (Collin, 1968 a).

## 2 - L'intervalle synaptique.

Nous avons vu, antérieurement, que le pédicule synaptique se ramifie et que chaque terminaison est limitée par la membrane présynaptique. Il s'agit, ici, d'une membrane unitaire ("unit-membrane" de Robertson) qui affronte la membrane postsynaptique - également unitaire - mais appartenant à la dendrite, et de même épaisseur (Pl. XLII, 1, 2, 3, 4). A un fort grossissement, se discernent aisément les deux zones denses et la zone claire de chaque membrane unitaire (pré- et postsynaptique) - (Pl. XLII, 3). Contrairement aux membranes des synapses électriques (Revue de Gray, 1966) qui établissent un contact, l'intervalle entre les deux membranes se situe entre 120 Å et 270 Å, de sorte que les deux membranes sont apposées (Pl. XLII, 1, 2, 3, 4). Cet espace correspond au "gap" ou "cleft" des auteurs anglo-saxons ou "intervalle synaptique" de Couteaux (1961).

Au niveau des zones de densification pré- et postsynaptiques qui représentent vraisemblablement des "zones actives" (voir discussion), l'intervalle synaptique montre une ligne dense assez régulière et voisine de la membrane présynaptique ou encore des formations filamenteuses transverses (Pl. XLII, 3, 4). Bien que l'ensemble des membranes, des zones de densification et de l'intervalle synaptique soit à rapprocher d'autres systèmes d'accrochage (comme les desmosomes), nous n'avons pas observé de tonofibrilles. D'autre part, comme le fait remarquer Taxi (1965) - à propos d'autres synapses - il existe "une asymétrie entre les membranes pré- et postsynaptiques de sorte qu'il s'agit d'un simple phénomène de convergence".

## C - LA REGION POSTSYNAPTIQUE OU DENDRITIQUE.

Dans certains cas, les extrémités dendritiques des cellules ganglionnaires, au contact des terminaisons basales des photorécepteurs, ont une forme assez régulière, en bouton, comme s'il s'agissait d'une terminaison (Pl. XLII, 1, 3). Dans d'autres cas, une dendrite fait synapse avec le pédicule et se prolonge pour connecter d'autres procès ou ramifications sensoriels (Pl. XLI, 2). Enfin, il n'est pas rare d'observer un ruban synaptique, localisé en face de deux prolongements dendritiques (Pl. XLI, 1). En somme, plusieurs procès dendritiques peuvent innervier un seul pédicule, ou bien un prolongement dendritique peut innervier plusieurs pédicules. Cette situation paraît être normale puisque le nombre de cellules ganglionnaires est inférieur à celui des photorécepteurs.

Le cytoplasme dendritique postsynaptique contraste (Pl. XLI, 1, 2), avec le cytoplasme présynaptique, par un hyaloplasme clair (surtout après prétraitement à la glutardialdéhyde). Les mitochondries à matrice de densité variable paraissent être sensibles aux fixateurs. Des citernes ou vésicules larges se rencontrent régulièrement. Le glycogène particulaire (particules de 300 Å à 550 Å) est très abondant et constitue un véritable marqueur pour les terminaisons dendritiques (Pl. XLII, 1, 4). Sa présence, en rapport avec les conditions hivernales d'étude et l'état de stimulation des cellules ganglionnaires, a été discutée antérieurement. Dans certains cas, se remarquent des vésicules postsynaptiques. Leur présence ne permet pas encore, cependant, d'établir qu'il pourrait exister un second type de terminaison nerveuse (de rétrocontrôle par exemple). Assez rarement, de petits grains denses - comme dans les cellules ganglionnaires - ont été vus dans les dendrites. Dans les terminaisons, les



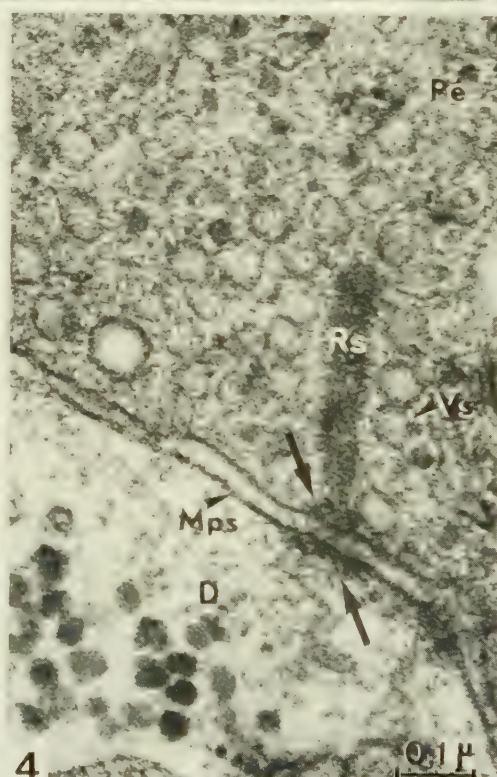
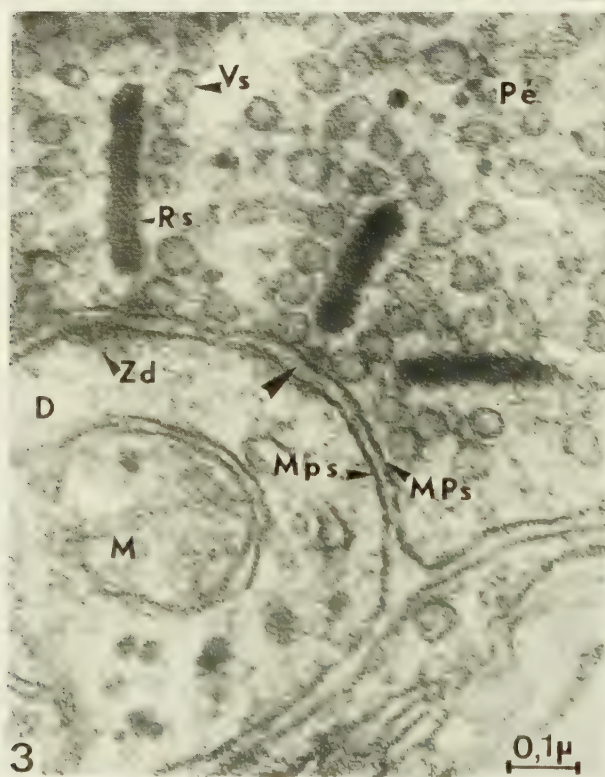
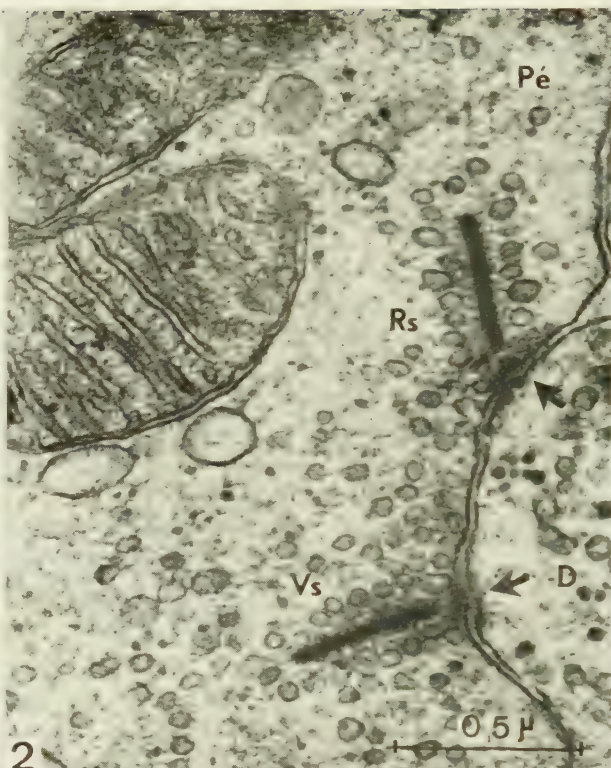




PLANCHE XLII.

SYNAPSES DE TYPE RUBAN DANS L'ORGANE PINEAL DE LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Ammocète (L = 12 cm); 2 Février (matin); Os-Ph.  
(X 40 000).

Dans le pédicule synaptique (Pé) d'un photorécepteur, deux rubans synaptiques (Rs) coupés transversalement sont appliqués perpendiculairement à un prolongement dendritique (D) riche en glycogène (Gl) particulière. Une flèche indique une zone de densification postsynaptique. Un troisième ruban synaptique (sectionné apparemment longitudinalement) est au proche voisinage de zones de densification pré- et postsynaptiques.  
(CI : cellule "interstitielle").

Fig. 2 - Ammocète (L = 15,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 49 000).

Dans un pédicule synaptique (Pé), les vésicules synaptiques (Vs) sont disposées autour des rubans (Rs). La terminaison dendritique (D) déprime peu le pédicule synaptique. Les zones de densification synaptiques sont indiquées par des flèches.

Fig. 3 - Ammocète (L = 15,5 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 91 000).

Un fort grossissement permet d'observer le contenu de l'intervalle synaptique. Du côté du pédicule (Pé), les rubans synaptiques (Rs) sont accompagnés de vésicules synaptiques (Vs). Dans le prolongement du ruban et contre la membrane présynaptique (MPs) : la zone de densification présynaptique. Du côté postsynaptique (ou dendritique = D), une zone hyaloplasmique densifiée (Zd) est accolée à la membrane postsynaptique (Mps). Dans l'intervalle synaptique, délimité par les membranes pré- et postsynaptiques, une flèche indique la présence d'un matériel d'aspect fibrillaire et parallèle aux membranes.  
(M : mitochondrie).

Fig. 4 - Ammocète (L = 14 cm); 28 Décembre (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 105 000).

Mêmes remarques qu'à la fig. 3. Cependant, dans l'intervalle synaptique, distinguer des ponts filamenteux entre les zones de densification hyaloplasmique (indiquées par des flèches).

(D : prolongement dendritique; Mps : membrane postsynaptique; Rs : ruban synaptique; Vs : vésicule synaptique).

Ainsi, la mise en évidence d'organites, propres aux synapses sensibles, conduit à étudier, successivement, les régions présynaptiques, appartenant au pédicule (et plus particulièrement sa région terminale), et les dendrites ou les extrémités dendritiques qui constituent les zones postsynaptiques.

La pénétration des dendrites dans les zones terminales sensorielles sera enfin examinée.

## B - LA REGION TERMINALE DU PEDICULE SYNAPTIQUE ET L'INTERVALLE SYNAPTIQUE.

### 1 - Les différenciations présynaptiques : rubans et vésicules synaptiques, zones de densification présynaptique,

Dans le cytoplasme présynaptique, s'observent les organites caractéristiques des zones présynaptiques des cellules sensorielles (oeil latéral, organe de Corti, ampoule de Lorenzini de la Torpille ...), c'est-à-dire les vésicules et rubans synaptiques, adjacents aux membranes présynaptiques (Pl. XLI; Pl. XLII). La membrane présynaptique représente, en fait, une région particulière de la membrane plasmique des photorécepteurs. Il est important ici, d'insister sur l'emplacement des rubans : à proximité de la membrane présynaptique, en face des dendrites, c'est-à-dire régulièrement somato-dendritiques. En effet, une telle localisation n'est plus évidente depuis que des "rubans synaptiques" ont été découverts dans le segment interne des photorécepteurs des yeux latéraux d'Entosphenus japonicus (Lamproie japonaise), par Yamada et Ishikawa (1967).

Dans le prolongement basal des photorécepteurs, et plus particulièrement dans la région terminale, s'observe une très forte concentration de vésicules à contenu de densité équivalente à celle du hyaloplasme, ou plus claires - selon la technique utilisée - et qui ne présentent ni coeur dense, ni halo - contrairement aux grains denses de 1000 Å (CHAPITRES III et V). De forme sphérique ou ovalaire, elles ont un diamètre moyen de 500 Å. Ces vésicules, dont l'origine n'a pu être démontrée, sont considérées comme synaptiques (Pl. XLII, 1, 2, 3, 4).

Les rubans synaptiques se présentent avec un aspect très dense. Cependant, leur ultrastructure est visible dans certains cas et est tout à fait comparable à celle de Vanellus (voir ultérieurement). Des vésicules synaptiques accompagnent régulièrement, de chaque côté, les rubans disposés perpendiculairement ou obliquement, par rapport à la membrane présynaptique. Inhabituellement, un ruban - de forme arquée - a pu être rencontré et chaque extrémité affronte la membrane présynaptique. Au point d'affrontement, dépourvu de rapports de continuité avec la membrane présynaptique, nous n'avons pas observé de dépression en sillon, comme c'est le cas pour d'autres cellules sensorielles. Lorsqu'un ruban est situé en face de deux expansions dendritiques - cette situation est fréquente -, une légère dépression apparaît, mais nous n'avons jamais trouvé de véritable gouttière.

Il est difficile de relier le nombre exact de rubans par pédicule ou ramification de pédicule : aux Planches XII, 1; XLII, 2, le nombre de 6 ou 7 représente, pour cette étude, un maximum.

Enfin, il est important d'analyser les zones de densification qui apparaissent très souvent au niveau du cytoplasme pré- et postsynaptique, juste en face des rubans (Pl. XLII, 1, 2, 3, 4). De tels faits, qui pourraient être d'importance pour définir une synapse, paraissent, en ce qui concerne l'épiphyse, n'avoir retenu l'attention que chez Lampetra (Collin et Meiniel, 1968 a, b).

La zone de densification présynaptique ne correspond pas à un épaississement ("thickening") de la membrane présynaptique, mais à la densification d'une mince couche hyaloplasmique (Pl. XLII, 3, 4). Cette zone, localisée entre le ruban et la membrane présynap-





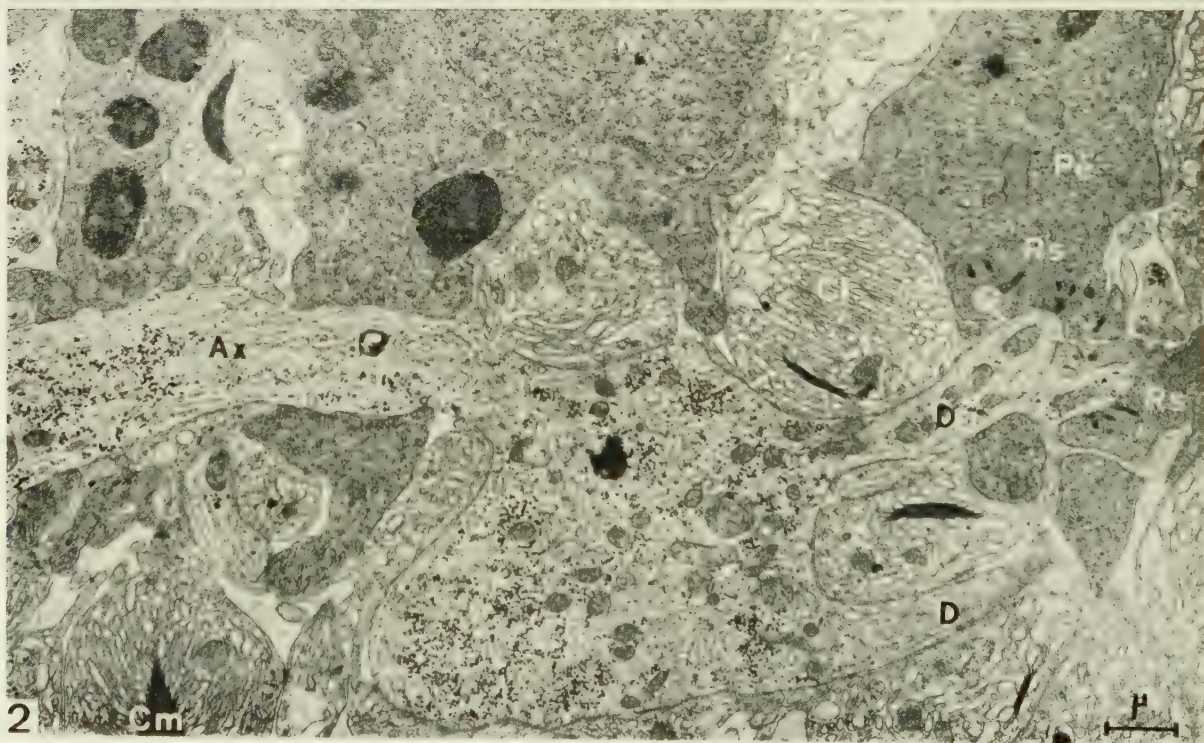
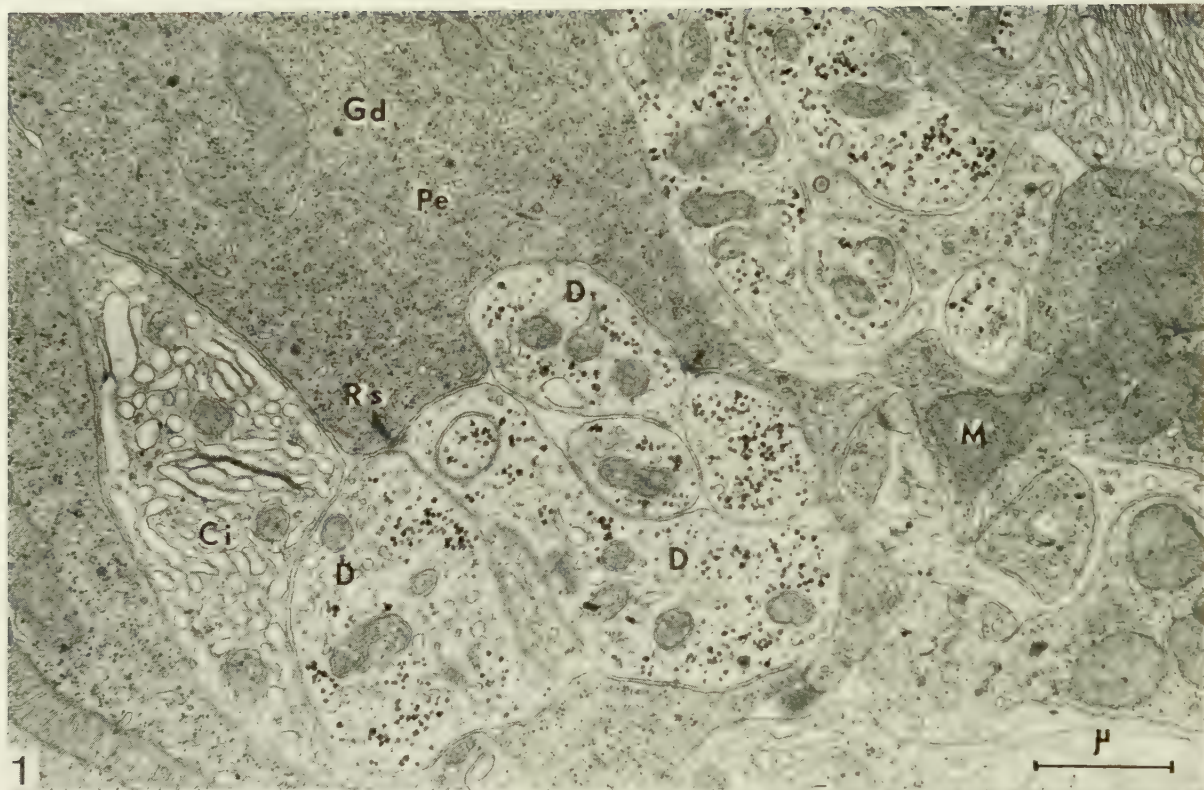


PLANCHE XLI.

CONNEXIONS SYNAPTIQUES (TYPE RUBAN) ENTRE PHOTORECEPTEURS  
ET CELLULES GANGLIONNAIRES CHEZ LAMPETRA PLANERI.

Fig. 1 - Adulte; 2 Février (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 18 000).

Les pédicules synaptiques (Pé) à cytoplasme dense entrent en contact avec les cellules "interstitielles" (Ci) et les dendrites (D). Les rubans synaptiques (Rs) des pédicules sont situés, chacun en face de deux prolongements dendritiques, particulièrement fournis en particules glycogéniques. Remarquer l'abondance des vésicules synaptiques dans les pédicules et un grain dense (Gd).  
(M : mitochondrie).

Fig. 2 - Adulte; 28 Mars (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 9 500).

Coupe passant très probablement à la périphérie d'un péricaryon de cellule ganglionnaire : le noyau n'est pas visible. Par contre, trois prolongements sont discernés : 2 dendritiques (D), et un prolongement axonique (Ax). Les pédicules synaptiques des photorécepteurs contiennent plusieurs rubans synaptiques (Rs). Un prolongement dendritique est en connexion synaptique avec deux pédicules de photorécepteurs.  
(CI : cellule "interstitielle"; Cm : corps myéloïde; N : noyau de photorécepteur).



### III. - DIFFERENCIATIONS SYNAPTIQUES (ORGANE PINEAL DE L'AMMOCETE DE LAMPETRA).

#### A - INTRODUCTION.

Les rapports synaptiques des photorécepteurs épiphysaires avec les cellules nerveuses intra-épiphysaires, responsables de l'innervation efférente, sont d'importance quant à la fonction présumée de l'organe. Grâce à la transformation des photorécepteurs des Anamniotes en photorécepteurs rudimentaires chez les Reptiles et les Oiseaux (Collin, 1966 a et b; Collin, 1967 a, b, c, d; Vivien et Roels, 1967, 1968; Lutz et Collin, 1967; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Vivien-Roels, 1969), nous pouvons envisager des variations importantes, d'ordre quantitatif et qualitatif, au niveau des connexions synaptiques sensibles.

Comme on le verra, les Poissons n'ont pas encore montré de synapses typiques. L'épiphyse et l'organe frontal des Batraciens ont permis, cependant, à plusieurs auteurs (Kelly et Van de Kamer, 1960; Oksche et von Harnack, 1962, 1963; Oksche et Vaupel-von Harnack, 1963, 1965 a; Eakin et coll., 1963; Kelly et Smith, 1964; Kelly, 1965; Ueck, 1968 b), de considérer certaines différenciations synaptiques, comparées brièvement à celles des yeux latéraux. Kelly (1965) a relaté, chez un Urodèle, une régression des zones synaptiques. Ce fait suggère qu'il existe déjà, chez les Batraciens, une régression ontogénétique de l'innervation efférente.

Chez des Reptiles, les auteurs qui les prennent en considération, en microscopie optique (Ariëns Kappers, 1967) ou électronique (Lutz et Collin, 1967; Collin, 1967 c, d; 1968 a; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1969), n'ont pas encore observé de synapses typiques en relation avec les photorécepteurs rudimentaires.

Chez des Chéloniens, Vivien et Roels (1968), Vivien-Roels (1969) décrivent des articulations synaptiques, essentiellement dans l'épiphyse proximale. Chez les Oiseaux, des synapses, tant chez l'immature que chez l'adulte, n'ont pu être vues (Oksche et Vaupel-von Harnack, 1966; Collin, 1966 b, c; 1967 b, d; 1969 c). Cependant, a été considérée la présence de "rubans circonscrits par des vésicules", aussi bien chez le Vanneau (Collin, 1968 a) que chez le Poulet (Fujie, 1968). Des formations semblables ont été également rencontrées dans l'épiphyse des Chéloniens (Vivien-Roels, 1969) et dans celle des Mammifères (Wolfe, 1965; Arstila, 1967; Wartenberg, 1968).

En ce qui concerne les Cyclostomes, les données, relatives aux connexions synaptiques de type ruban, manquaient. Leur étude a été abordée récemment (Collin et Meiniel, 1968 a et b; Collin, 1969 b). Jusqu'ici, le maximum de différenciations synaptiques a pu être observé chez Lampetra planeri.

Les zones synaptiques sont étroitement liées aux pédicules synaptiques des photorécepteurs, situés dans les régions ventrales de la cupule sensorielle (Pl. I, 1; Pl. XII, 1, 2). Par homologie avec les yeux latéraux, elles contribuent à former, avec les prolongements dendritiques et les cellules ganglionnaires, une zone plexiforme unique. Rappelons que, dans la rétine des yeux latéraux, il existe une zone plexiforme interne et une zone plexiforme externe en raison de la présence de neurones bipolaires, pour lesquels nous n'avons jamais trouvé d'équivalents dans l'organe pinéal. C'est donc, généralement au voisinage des lacunes intercellulaires plus ou moins importantes, délimitées par les régions basales des cellules "interstitielles" que se rencontrent les connexions synaptiques (Pl. XII, 2). Les cellules ganglionnaires - rappelons-le - sont situées aux mêmes endroits. Le pédicule synaptique contient les différenciations présynaptiques, alors que les extrémités dendritiques sont pourvues de différenciations postsynaptiques.



en régression et ceci est d'autant plus vrai, en tenant compte de l'existence d'axones afférents à périkaryons épithalamiques (?). Ces résultats sont conformes à la rareté des corps cellulaires des éléments ganglionnaires, rencontrés aussi bien en microscopie optique qu'électronique, et à la difficulté de mettre en évidence des synapses typiques (CHAPITRE IV : régression synaptique). De plus, il existe un bon accord avec la rareté des photorécepteurs (du type "P") et une majorité des PRS pour l'épiphyse de Lacerta. Des recherches sont en cours pour apporter d'autres précisions et étudier les fibres dans leur trajet épithalamique. La Pl. XXXX, 3 montre un contingent d'axones épiphysaires, au niveau de la commissure postérieure.

En conclusion, les preuves d'une régression de l'innervation efférente sensorielle de Lacerta - complétant l'étude d'Ariëns Kappers (1966, 1967) - restent quantitatives. Une éventuelle rudimentation axonique ou dendritique des cellules ganglionnaires ne peut encore être établie. Mais, l'ensemble de ces faits justifie bien l'idée qu'une fonction sensorielle résiduelle persiste dans l'épiphyse de Lacerta (voir aussi CHAPITRE III).

## E - DISCUSSION.

Ces résultats conduisent à faire plusieurs remarques. Il est d'abord très délicat de garantir la nature efférente de tous les axones rencontrés. Certains prolongements sont vraisemblablement considérés à tort comme des axones : ceci est justifié par l'examen des sections ultrafines se rapportant surtout à Lacerta muralis. La présence de fibres du type autonome est également à retenir, mais il est impossible d'en fixer les proportions. A cause de sections plus proches de l'épithalamus, L. viridis permet davantage d'éliminer de tels éléments qui faussent quelque peu le recensement.

Les axones restants appartiennent vraisemblablement aux cellules ganglionnaires intraépiphysaires (en accord avec Ariëns Kappers, 1965, 1967 et la discussion précédente se rapportant à Lampetra). Cependant, on ne peut éliminer actuellement - tout au moins pour un certain nombre d'entre eux - leur origine intraépithalamique. Une intervention expérimentale, comme il a été suggéré pour Lampetra, s'avère donc nécessaire.

De la même façon, les axones myélinisés qui longent l'épiphyse soit individuellement, soit en petits faisceaux (Collin et Ariëns Kappers, 1968) ont encore une origine inconnue. S'agit-il de fibres aberrantes, d'axones ganglionnaires qui ont quitté très tôt l'épithélium épiphysaire, ou d'axones sympathiques ?

Il apparaît désormais que les recherches optiques restent insuffisantes pour apprécier le nombre de fibres du tractus et, en conséquence juger de la régression de l'innervation efférente. De nombreux axones de faible diamètre échappent, en effet, à l'observation.

En considérant, pour Lacerta, un minimum de 90 et un maximum de 148 axones dans la tige pinéale, nous pensons être, cependant, dans les bonnes limites qui permettent de définir une régression de l'innervation efférente. Nous avons remarqué des variations dans la répartition axonique, mais le recensement, établi pour 5 individus, montre que le nombre d'axones est situé dans des limites assez restreintes. Cette quantité d'axones est moins élevée - parfois même nettement moins élevée - que pour tous les tractus d'organes pariétaux, étudiés jusqu'à ce jour (Cyclostomes : Collin, 1969 b; Batraciens : Oksche et Vaupel-von Harnack, 1965; oeil pariétal des Reptiles : Eakin et Westfall, 1960; Oksche et Kirschstein, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968; Petit, 1968). Néanmoins, la comparaison ne peut s'établir que sur un matériel avec lequel nous sommes davantage familiarisé, à savoir Lampetra, Lacerta et Anguis. Il faut rappeler que chez Lampetra plus de 600 axones sont dénombrés. Dans un exemplaire de Lacerta, Wartenberg et Baumgarten (1968) montrent que le tractus pariétal est constitué de deux troncs : le plus important contenant 275 fibres, dont 34 sont myélinisées. Dans un cas, Oksche et Kirschstein (1968) trouvent 200 fibres chez Anguis et Petit (1968), chez la même espèce, en dénombre 371.

La comparaison avec nos propres résultats doit tenir compte d'un certain nombre de faits. Lorsque nous établissons un rapport entre la taille de l'épiphyse et celle de l'organe pariétal, d'une part, et le nombre de cellules "sensorielles" (au sens large), d'autre part, pour chacune de ces formations, il ne fait aucun doute que la cupule sensorielle pariétale est moins développée et que les photorécepteurs sont moins nombreux pour cette même cupule. Par contre, les photorécepteurs pariétaux sont mieux innervés (mise en évidence aisée des synapses) et les cellules ganglionnaires sont plus nombreuses (Petit, 1968, 1969 chez Anguis; Collin, chez L. muralis). Si toutes les cellules de type photorécepteur de l'épiphyse étaient aussi bien différenciées, sur le plan sensoriel, que celles de l'oeil pariétal, il est évident que le nombre de cellules ganglionnaires et, en conséquence, celui des axones du tractus épiphysaire, seraient numériquement bien supérieurs à ceux du tractus pariétal. Or, ce n'est pas là le cas : le tractus pinéal est nettement moins riche en axones que le tractus pinéal. De telles comparaisons sont davantage justifiées lorsqu'est considéré l'organe pinéal de Lampetra dont la cupule sensorielle est moins étendue et mieux différenciée que l'épithélium "sensoriel" épiphysaire de Lacerta.

Ainsi, de l'ensemble de ces considérations, il ressort bien - à défaut de pouvoir encore établir le rapport précis X (voir antérieurement) - que le tractus pinéal de Lacerta est





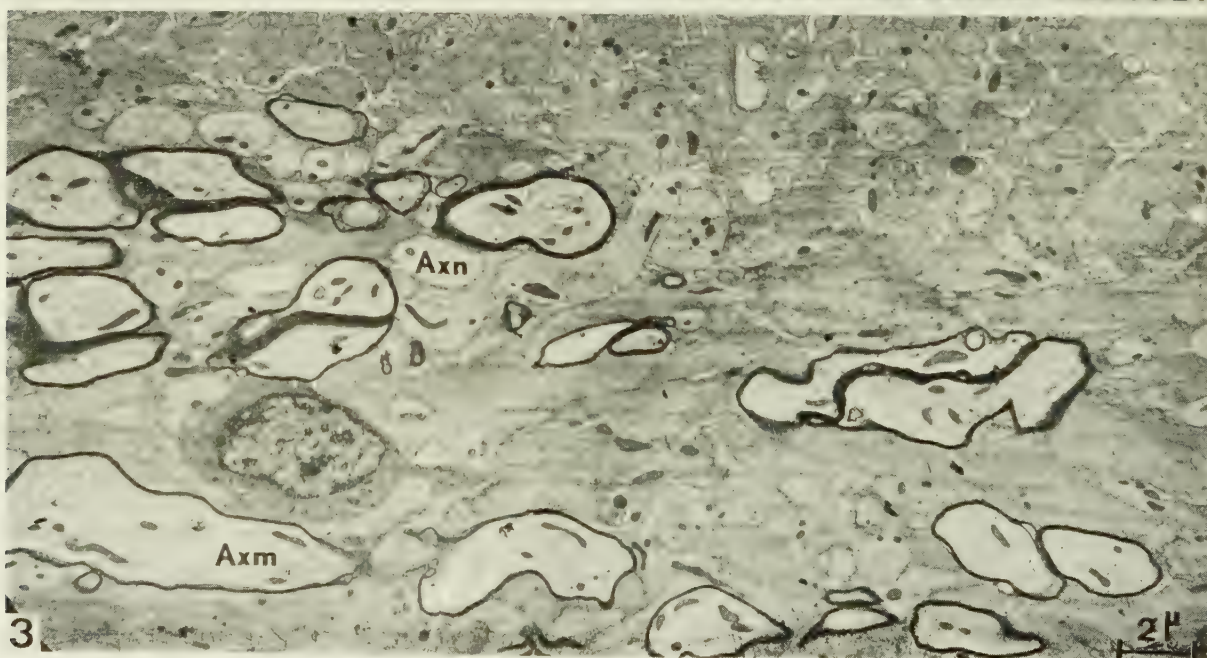
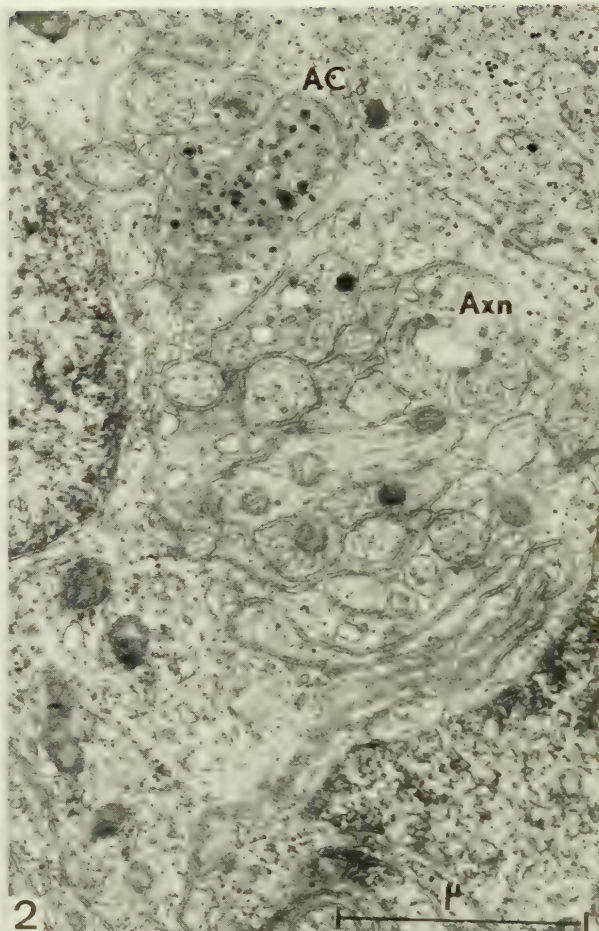
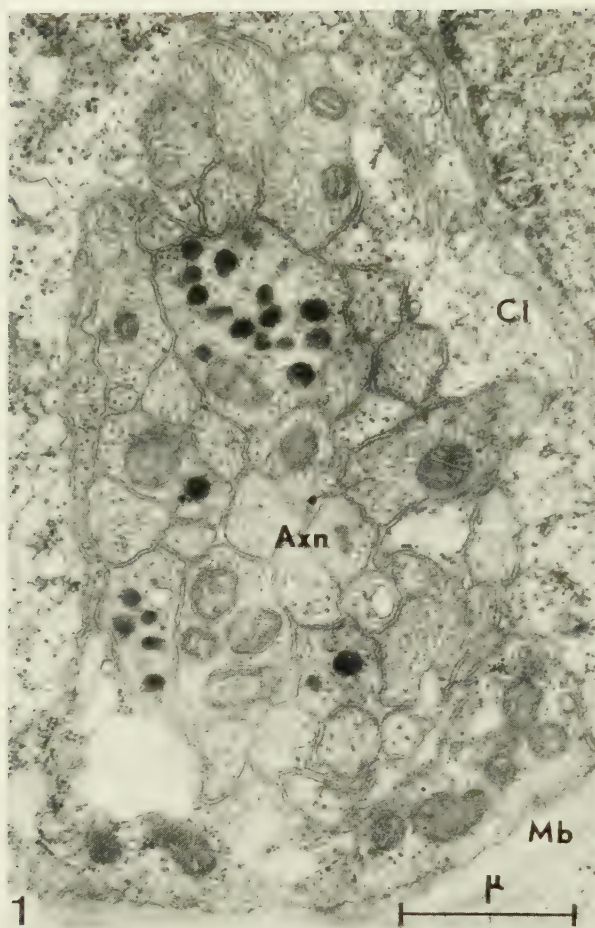


PLANCHE XL.

INNERVATION EFFERENTE SENSORIELLE DE LACERTA.

Fig. 1 - Lacerta muralis; 21 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 23 500).

Dans la tige épiphysaire : faisceau d'axones nus (A<sub>xn</sub>), mêlés à des prolongements contenant des grains denses.

(CI : cellule "interstitielle"; Mb : membrane basale).

Fig. 2 - Lacerta muralis; 21 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 33 000).

Dans la tige épiphysaire : faisceau d'axones nus (A<sub>xn</sub>) au voisinage de fibres afférentes catécholaminergiques (AC).

Fig. 3 - Lacerta viridis; 23 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 5 000).

Axones épiphysaires myélinisés (A<sub>xm</sub>) ou amyéliniques (A<sub>xn</sub>) au niveau de la commissure postérieure. L'axoplasme des prolongements nerveux épiphysaires est clair.



Les prolongements à grains denses n'appartiennent pas obligatoirement à des axones ganglionnaires, mais peut-être à des cellules de la lignée sensorielle. En effet, à côté des cellules "interstitielles", il existe des cellules qui n'ont pas montré l'organisation des cellules ganglionnaires, ni celle des PRS, par la répartition stricte des organites cellulaires. Le corps cellulaire montre un appareil de Golgi qui donne naissance à des grains denses. Les prolongements possèdent des structures filamenteuses. Ces cellules rappellent tout à fait les pinéaloctes du Hamster, mais ces observations sont encore trop récentes pour que nous puissions assimiler de tels éléments à des pinéaloctes.

En résumé, il est impossible de considérer que toutes les fibres, recensées pour Lacerta muralis, correspondent à des axones de cellules ganglionnaires. Lorsqu'elles sont pourvues uniquement de microtubules et de microfilaments (Pl. XL, 1, 2), et de mitochondries, il est très difficile d'en fixer la nature.

b) Lacerta viridis :

L'examen porte, jusqu'ici, sur 3 exemplaires, en microscopie électronique. Les coupes ultrafines sont réalisées dans la tige (approximativement dans sa région moyenne). La lumière épiphysaire est, dans tous les cas, complètement obstruée : il n'y a pas trace de microvillosités pour les cellules "interstitielles".

Comme pour Lacerta muralis, nous établissons un premier bilan des prolongements à aspect axonique, lui réservant ensuite les critiques nécessaires.

- 1° exemplaire (Pl. XXXIX, 1, 2) :

La tige épiphysaire proprement dite, ou tronc primaire, comprend quatre faisceaux, groupant au total 74 axones nus. Comme pour L. muralis, le dénombrement est établi à partir de grossissements directs de 10 000 (X 3, pour les électronographies) ce qui fait apparaître, de façon plus perceptible, les petits axones.

Un faisceau contigu à la tige (Pl. XXXIX, 1, 2) - ou tronc secondaire - groupe 19 axones dont un seul est myélinisé.

Dans le tronc primaire, des cellules "interstitielles" et des cellules satellites (rares) occupent les espaces, laissés libres entre les faisceaux.

Sur la même coupe (Pl. XXXIX, 1), aucun axone ne montre des grains denses. Les seules inclusions reconnaissables correspondent aux mitochondries. Mais dans des coupes plus dorsales, des sections à grains denses appartiennent vraisemblablement à des prolongements de cellules de la lignée sensorielle (pinéaloctes ? ou PRS). D'ailleurs, le cytoplasme de telles cellules est bourré de grains denses.

- 2° exemplaire :

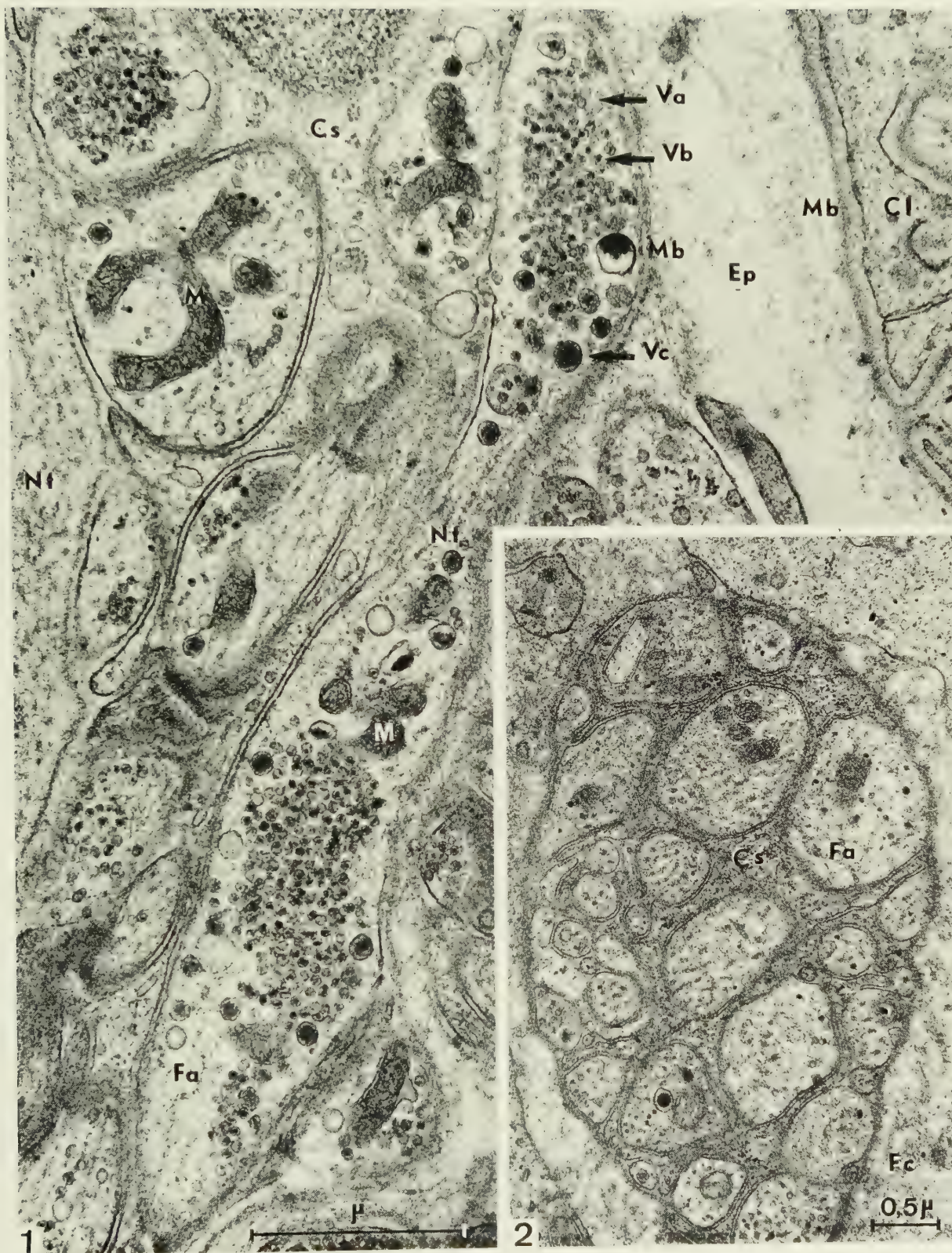
Il présente des caractéristiques voisines de l'individu précédent. Mais, à côté de la tige pinéale (ou tractus primaire), ne se trouve pas de tronc secondaire. Ainsi, tous les axones sont groupés en 6 faisceaux, avec 98 axones au total - dont 12 sont myélinisés.

- 3° exemplaire :

Le tractus primaire contient 57 axones nus (en 2 faisceaux), entourés par les éléments habituels (voir 1° exemplaire). Un tractus secondaire (représenté partiellement à la Pl. XXXIX, fig. 3) contient 16 axones myélinisés et 18 axones nus, soit un total de 36 axones. Le tractus secondaire est exclusivement occupé par des lemmocytes. Des grains denses ne sont pas observés.

Ce dénombrement des axones, établi ici dans la zone proximale de la tige, plus proche de l'épithalamus que pour L. muralis, semble davantage éliminer la présence de prolongements appartenant à des cellules de la lignée sensorielle ou à des axones afférents. Le diamètre des fibres varie de 0,2  $\mu$  à 3,5  $\mu$ .









Chez certains animaux, des fibres (Pl. XLVI, 1 : en bas, à droite) montrent des vésicules qui dépassent 1670 Å. Actuellement, elles ne sont pas considérées car il semble qu'elles aient subi un gonflement anormal, dû- peut-être - à la fixation. Enfin, quelques vésicules claires, de même diamètre que les vésicules C, sont vidées de leur contenu dense (Pl. XLIV, 1).

Bien que la quantité de vésicules C soit variable, d'une façon générale, elles sont toujours moins nombreuses que les vésicules de type A ou B (Lacerta). Mais, chez Tarentola, au niveau de certaines sections, un excès en vésicules C est à signaler.

Nous verrons ultérieurement que la structure et le contenu vésiculaire de ces terminaisons sont très comparables à ceux des fibres afférentes postganglionnaires orthosympathiques de l'organe pinéal des Mammifères.

## 2 - Innervation de l'épithélium épiphysaire (Pl. XL, 2; Pl. XLV, 1, 2).

Les critères de détermination, établis pour les photorécepteurs rudimentaires et les cellules P, éliminent toute confusion dans l'identification des terminaisons des fibres afférentes. Cependant, lorsque des fibres ou des faisceaux de fibres afférents sont dépourvus de vésicules (A, B, C), le matériel filamenteux et les mitochondries sont insuffisants pour permettre une distinction avec des faisceaux efférents (CHAPITRE IV).

Les terminaisons des fibres afférentes (Pl. XL, 2; Pl. XLV, 1, 2) contiennent les trois types de vésicules (A, B, C). Si des contacts étroits existent avec les PRS, aucune synapse axo-somatique ne peut encore être démontrée (Collin, 1967 d; Collin et Ariëns Kappers, 1968). Les observations de Wartenberg et Baumgarten (1968) et de Petit (1969) sont du même ordre. Nous ne pouvons cependant définitivement mettre en doute de telles connexions et ces investigations méritent d'être poursuivies sur un matériel où le système afférent intra-épithélial est plus développé que chez Lacerta. En effet, les terminaisons ne sont pas fréquentes, aussi bien dans les régions distale, proximale et moyenne épiphysaires, et cela, contrairement à un Mammifère comme le Rat (comparaison, d'après des recherches personnelles).

Enfin il faut supposer que les fibres traversent la membrane basale de l'épithélium, dans des zones peut-être très précises. La traversée d'un faisceau a été signalée antérieurement (CHAPITRE IV) dans la région proximale (Lacerta muralis), mais sa nature ne peut encore être garantie.

## 3 - Innervation de la lumière (Pl. XLV, 3).

Chez Lacerta, Wartenberg et Baumgarten (1969) font remarquer l'existence de telles fibres. Nous confirmons ici la présence de faisceaux et de terminaisons dans la lumière (à caractères semblables de ceux étudiés précédemment). Ces auteurs attachent de l'importance dans les relations existant entre des segments externes et l'éventuelle régulation de la fonction sensorielle. Nos observations montrent, au contraire, qu'une telle observation est fortuite et que les terminaisons se rencontrent n'importe où : à proximité des segments externes rudimentaires, de segments internes ou bien encore de cellules "interstitielles" de type épendymaire. Ceci nous conduira donc, dans la discussion, à fournir une interprétation différente de celle des auteurs allemands.



PLANCHE XLV.

INNERVATION AFFERENTE AUTONOME DANS LES CONDITIONS NORMALES:  
ACTION DE LA RESERPINE SUR LES GRAINS DE SECRETION DES PRS DE LACERTA.

Fig. 1 - Lacerta muralis (Mâle adulte); L = 5,8 cm; 30 Mai (après-midi); Os-Ph.  
(X 37 000).

Dans la région basale de l'épithélium épiphysaire, bordée par la limitante basale (Mb), une afférence autonome contient les trois types de vésicules (Va, Vb, Vc). A proximité, observer deux pédicules de PRS, chargés en grains de sécrétion. Aucune différenciation postsynaptique, suggérant la présence de synapse axo-somatique, n'est à signaler.  
(En : endothélium d'un capillaire; Ep : espace péricapillaire; Mb : membrane basale).

Fig. 2 - Lacerta muralis (Femelle adulte); L = 4,5 cm; 27 Juin (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 34 500).

Une afférence de type monoaminergique montre dans l'épithélium épiphysaire des vésicules Vc, moins nombreuses que les vésicules Va. Les vésicules Vb sont très rares. Comme à la figure 1, aucune différenciation synaptique n'est à signaler.  
(Ep : espace péricapillaire).

Fig. 3 - Lacerta muralis (sexe indéterminé); L = 4 cm; 27 Juin (après-midi); Gl-Os-Ph.  
(X 26 500).

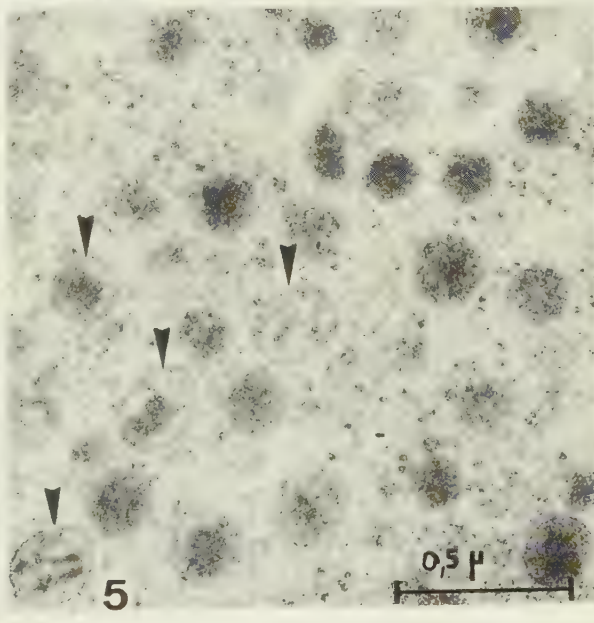
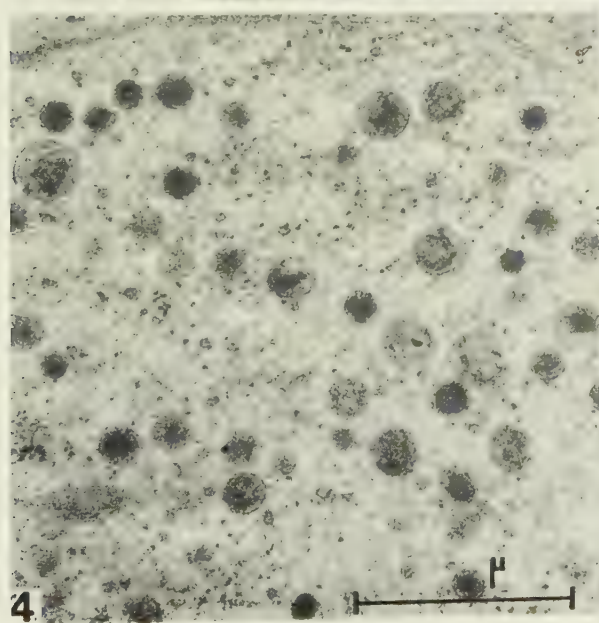
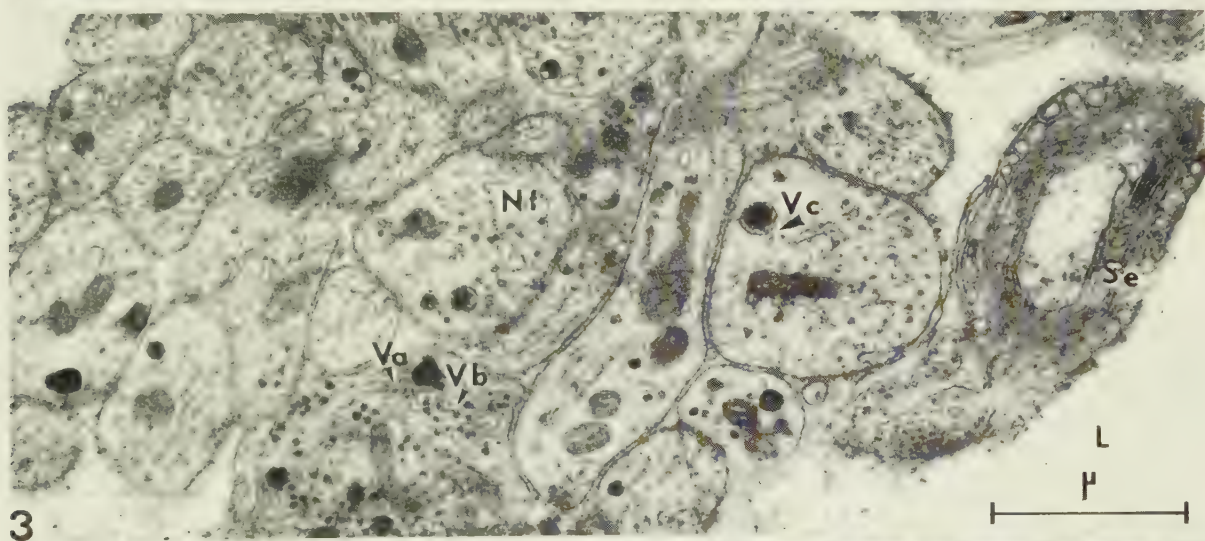
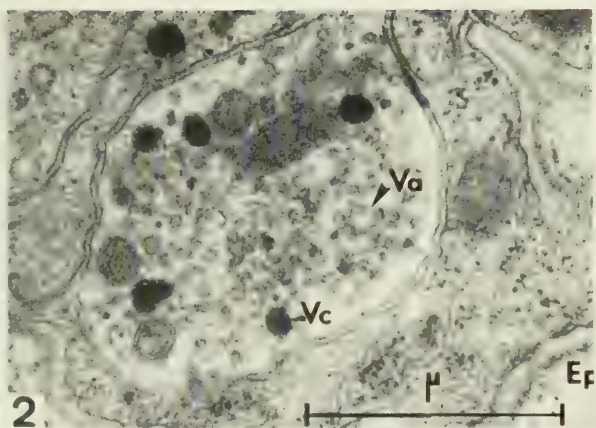
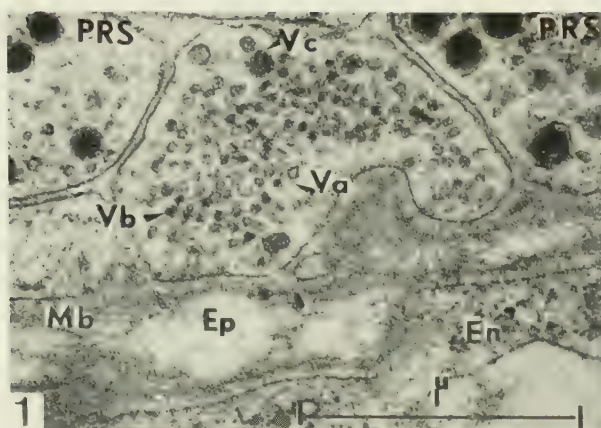
Faisceau d'axones afférents dans la lumière épiphysaire, dont les fibres sont sectionnées à différents niveaux. Dans les régions préterminales, les axones sont plus ou moins riches en matériel filamenteux (neurotubules ou neurofilaments, coupés transversalement ou obliquement -Nt-). Les trois types de vésicules Va, Vb, Vc sont bien représentés dans les zones terminales. Le faisceau est ici situé à proximité d'un segment externe rudimentaire (Se).

Fig. 4 - Lacerta muralis (Mâle adulte); 30 Juin (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 29 000).

Injection intrapéritonéale de réserpine (40 mg/kg.) pendant trois jours consécutifs et sacrifice 24 heures après la dernière injection. Des grains de sécrétion sont affectés par une perte de densité et une réduction du coeur central (comparer avec la Pl. XXII).

Fig. 5 - Lacerta viridis (Mâle adulte); 26 Juin (soir); Gl-Os-Ph.  
(X 48 000).

Injection intrapéritonéale de réserpine (40 mg/kg) pendant quatre jours consécutifs et sacrifice 8 heures après la dernière injection. Des grains de sécrétion, indiqués par des flèches, sont affectés d'une déplétion importante de leur noyau dense.  
(Comparer avec la Pl. XXII).







B - HISTOCHIMIE DES FIBRES  
DANS LES CONDITIONS NATURELLES ET EXPERIMENTALES.

1 - Dans les conditions naturelles (Pl. XLVIII).

La technique de Falck et Hillarp permet de mettre en évidence les fibres mono-aminergiques. Chez le genre Lacerta, Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967) notent brièvement par cette technique une "fluorescence verte probablement sympathique et la présence de fibres ramifiées situées à proximité du parenchyme".

Nous avons repris ces travaux chez Lacerta viridis et muralis, Tarentola mauritanica, Anguis fragilis (Collin, 1968 d et nouvelles études au printemps et en été 1969).

Lorsque le processus de fixation aux vapeurs de formaldéhyde (CHAPITRE I) est omis, une fluorescence verte - à la périphérie de certains vaisseaux sanguins - se présente différemment de celle des fibres à aspect "variqueux" : ces propriétés sont à attribuer aux structures collagènes des vaisseaux.

Après traitement des épiphyses (et régions voisines) aux vapeurs de formaldéhyde, une innervation catécholaminergique apparaît nettement (fluorescence verte), à la périphérie de l'organe pinéal de Lacerta, de Tarentola et d'Anguis. Les fibres, à aspect "variqueux" classique et ramifié, s'insinuent dans les espaces périvasculaires et longent l'épithélium épiphysaire (Pl. XLVIII). Une comparaison des différents Lacertiliens permet de remarquer que les axones sont plus particulièrement abondants chez Lacerta. Quelques fibres fluorescentes apparaissent également dans la lumière épiphysaire. Mais nous avons jusqu'ici des difficultés à les observer dans l'épithélium épiphysaire, peut-être (?) à cause d'un masquage dû à l'intense fluorescence jaune de la sérotonine (CHAPITRE V).

La localisation des fibres catécholaminergiques est donc en parfait accord avec les données ultrastructurales sur le système afférent. Elles confirment la localisation essentielle des fibres dans les espaces périvasculaires. Elles sont rares dans l'épithélium épiphysaire (Collin et Ariëns Kappers, 1968) et peu développées dans la lumière de l'organe.

Récemment, Petit (1969) signale dans les dendrites des cellules ganglionnaires d'Anguis des vésicules à cœur dense d'un diamètre de 1000 à 1500 Å, qui pourraient caractériser des catécholamines responsables de la fluorescence verte de Quay, Jongkind et Ariëns Kappers (1967), chez Lacerta. Pour nous, les fibres fluorescentes (en vert) d'Anguis se rapportent, sans aucun doute possible, au système nerveux afférent signalé chez cette espèce, à la suite des recherches en microscopie électronique de Collin (1968 d) et de Petit (1969).

La nature des grains denses de Petit (1969) reste hypothétique.

2 - Dans les conditions expérimentales.

a) Injection de réserpine (le protocole expérimental est exposé au CHAPITRE V : "c) Action de la réserpine").

1°, 2°, 3° lot chez Lacerta viridis : 24 heures après la dernière injection et malgré des doses élevées, des fibres montrent encore une fluorescence verte, parfois même intense. Ces résultats, par rapport à ceux obtenus chez les Mammifères (Owman, 1965), sont assez inattendus. Leur interprétation actuelle ne conduit qu'à des hypothèses. En tenant compte que dans le traitement, sans formaldéhyde, les fibres autofluorescentes sont absentes, les remarques suivantes s'imposent :

- ou il peut exister des fibres réserpino-résistantes, comme celles qui ont déjà été trouvées dans le système nerveux central.

- ou la réserpine provoque une déplétion, suivant rapidement l'injection, mais ensuite les fibres se rechargent en catécholamines dans les dernières heures précédant le sacrifice.

La réserpine est bien connue pour agir sur les sites de stockage et non sur les sites de synthèse. Mais, si les fibres se rechargent, l'origine endogène (synthèse au niveau des périkaryons) ou exogène (phénomène de pompage dans les extrémités des fibres) des catécholamines reste imprévisible.

4° lot : Anguis fragilis : l'injection est sans effet sur un certain nombre de fibres catécholaminergiques.

5° lot : Anguis fragilis : les fibres montrant une fluorescence verte sont rares. De plus, la fluorescence est très atténuée.

6° lot : Anguis fragilis : absence de fluorescence verte à attribuer à des fibres afférentes.

La déplétion en catécholamines est donc conforme aux résultats obtenus pour les Mammifères, mais nous remarquons cependant, que des doses élevées sont nécessaires, pour obtenir une vidange totale des catécholamines d'Anguis.

#### b) Injection de DL-m-Tyrosine, chez Lacerta muralis.

Parmi les drogues, certaines jouent le rôle d'inhibiteurs compétitifs comme la méta-tyrosine. Analogue à la tyrosine, elle entraîne une disparition de la fluorescence verte, au niveau des corps cellulaires catécholaminergiques et de leurs prolongements.

Trois injections successives intrapéritonéales, à 2 heures d'intervalle (Début septembre : à 10 h., 12 h., 14 h. et sacrifice à 16 h.), à des doses de 400 mg/kg ou 600 mg/kg, sont pratiquées.

Chez un individu, une disparition de la fluorescence verte des fibres est obtenue. Chez les trois autres animaux, une diminution importante de l'intensité de la fluorescence est seule décelée.

Ce type d'injection semble bien montrer que s'opèrent une synthèse continue des catécholamines de même qu'une vidange constante de ces monoamines. La synthèse a vraisemblablement lieu au niveau des périkaryons dont la localisation reste hypothétique (voir ultérieurement). Le renouvellement des catécholamines semblerait même être assez rapide (1° cas), mais les trois autres cas suggèrent qu'une certaine quantité de catécholamines est stockée, ou bien que les fibres sont aptes à pomper et stocker les catécholamines du milieu circulant, comme l'ont déjà proposé Taxi et Droz (1966 b), à propos de l'innervation de l'épiphyse du Rat (incorporation de noradrénaline-<sup>3</sup>H).

### C - MODIFICATIONS ULTRASTRUCTURALES, EN CULTURE IN "VITRO" ET A LA SUITE DES TRAITEMENTS PHARMACOLOGIQUES.

#### 1 - En culture "in vitro".

Dans le but d'étudier les interactions de l'organe pinéal de Lacerta avec les glandes endocrines embryonnaires d'Oiseau (adénohypophyse et gonades mâles) nous avons abordé ce problème (printemps 1966) par la technique de culture "in vitro" (expériences de Mme Moszkowska, 1958, en remplaçant l'épiphyse d'Oiseau par l'épiphyse de Lacerta). Le milieu de Wolff et Haffen (1952) utilisé a été légèrement modifié :

- 8 gouttes de solution de gélose à 1 %, dans une solution de Gey.
- 2 gouttes de liquide de Tyrode (avec Penicilline-G = Specilline SPECIA).
- 4 gouttes de jus embryonnaire à 50 %, dans le liquide de Tyrode.

Jusqu'ici, nous avons exclusivement étudié le comportement des explants épiphysaires et non les associations.

Il est intéressant de faire remarquer que l'épiphyse de Lacerta se comporte de façon très satisfaisante, pendant les trois premiers jours de culture. Les différents types cellulaires (exception faite pour les fibres périvasculaires) sont bien préservés. Ce contrôle a été effectué en microscopie électronique.

Néanmoins, des modifications cytologiques sont à noter. Les terminaisons nerveuses des espaces péricapillaires sont affectées de phénomènes de dégénérescence. Les contours des fibres sont préservés, mais l'axoplasme est vidé de ses granulations. Dans cet axoplasme, il faut faire remarquer l'existence de vésicules et des figures vacuolaires. Mais, dans la majorité des cas, les fibres sont représentées par des figures myéliniques de dégénérescence. Ces modifications importantes pourraient être en rapport avec les conditions de culture. Cependant, au hasard de nos observations, nous avons rencontré deux faisceaux intraépiphysaires, présumés efférents et non affectés par des modifications morphologiques. Il semble ainsi que la dégénérescence des fibres périvasculaires soit bien en rapport avec leur nature afférente. Les périkaryons de ces axones ont une localisation, autre que dans l'épiphyse.

En marge de ces résultats préliminaires, il faut encore remarquer que les grains de sécrétion des PRS sont affectés de transformations. La capsule golgienne, toujours bien apparente, est en excellent état, mais le contenu dense présente des figures de déplétion qui se traduisent par un aspect hétérogène, sous forme de particules denses en amas, séparées par une matrice claire. En rapport avec la nature possible des grains denses (CHAPITRE V), cette observation suggère qu'il faudra enrichir le milieu en L-Tryptophane ou 5-Hydroxytryptophane normal ou marqué, pour comprendre les modalités de ce phénomène.

## 2 - Action des drogues.

Les résultats - qui étaient alors préliminaires - ont été résumés, antérieurement, dans une Note (Collin, 1968 b). Ces études ont été approfondies.

Les injections sont pratiquées exclusivement chez Lacerta, qui présente, par rapport aux autres Lézards, des caractères plus favorables aux recherches pharmacologiques. En période estivale, les terminaisons des fibres contiennent des vésicules (de type A, B, C), dont les proportions relatives sont affectées de variations moindres que chez d'autres Lézards. Par exemple, chez Tarentola mauritanica, les vésicules de type B sont absentes dans quelques terminaisons.

L'intérêt de l'étude de l'innervation afférente, chez un Amniote inférieur, est de rechercher la part qui lui revient dans le contrôle des synthèses épiphysaires. L'action des drogues doit déjà permettre de comparer le comportement des différents types de vésicules (A, B, C) de Lacerta avec celui des vésicules correspondantes des fibres orthosympathiques du Rat (Pellegrino et Iraldi et coll., 1965; Clementi et coll., 1965; Bondareff, 1965 a, b; Taxi et Droz, 1966 b; Arstila, 1967). Tous ces auteurs soulignent des modifications apportées au niveau de certains types de vésicules. Les seules divergences, dans leurs travaux, tiennent à l'importance des répercussions.

### a) Injection de réserpine chez Lacerta.

Il est bien connu depuis les travaux de Holzbauer et coll. (1956), de Carlsson et coll. (1957) que la noradrénaline et la dopamine stockées sont sensibles à la réserpine (déplétion, comme pour la 5-HT). Les résultats mentionnés ici se rapportent à la série d'animaux déjà envisagée au CHAPITRE V (Effets des drogues sur les grains de sécrétion de Lacerta : a) action de la réserpine). L'examen porte sur les fibres des espaces périvasculaires.

Ce traitement concerne uniquement les vésicules "B". Les vésicules de type "C" ne sont jamais affectées. A une dose de 10 mg/kg, unique ou répétée, les vésicules de type B subissent une déplétion de leur coeur dense, mais subsiste toujours ce type de vésicules. Le nombre de vésicules B diminue à mesure qu'augmente la dose de réserpine (jusqu'à 40 mg/kg). A des doses élevées, de nombreuses terminaisons (Pl. XLVI, 2) ne sont pas uniquement pourvues de vésicules de types A et C : mais les vésicules de type B peuvent encore



PLANCHE XLVI.

ACTION DES DROGUES SUR LES AXONES AFFERENTS DE LACERTA.

Fig. 1 - Lacerta muralis; (Mâle adulte); 13 Juin (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 25 000).

Lézard témoin. Dans les espaces péricapillaires, faisceau d'axones afférents dont les fibres sont plus ou moins riches en vésicules des trois types "a", "b", "c". (comme chez L. viridis : Pl. XLIV, 1).

Fig. 2 - Lacerta muralis; Mâle adulte (L = 5,6 cm); 25 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 24 000).

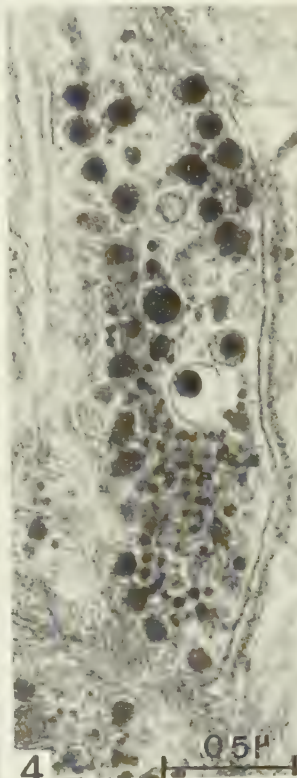
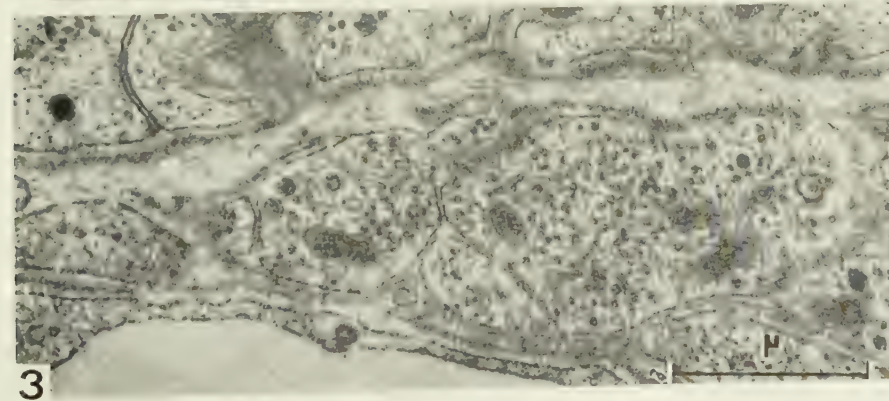
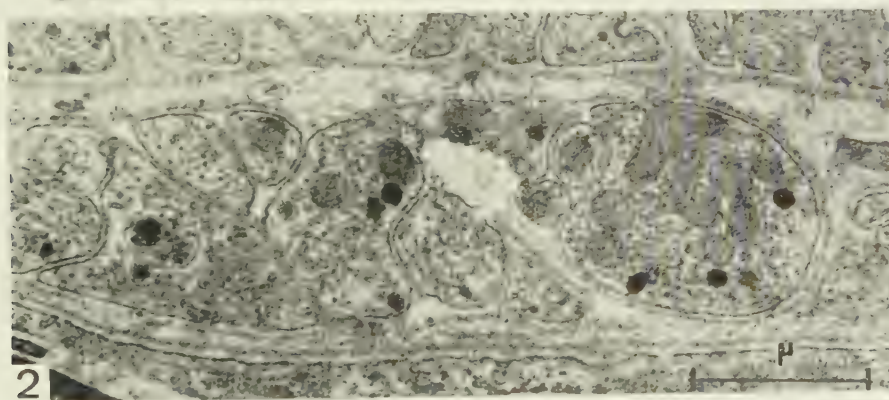
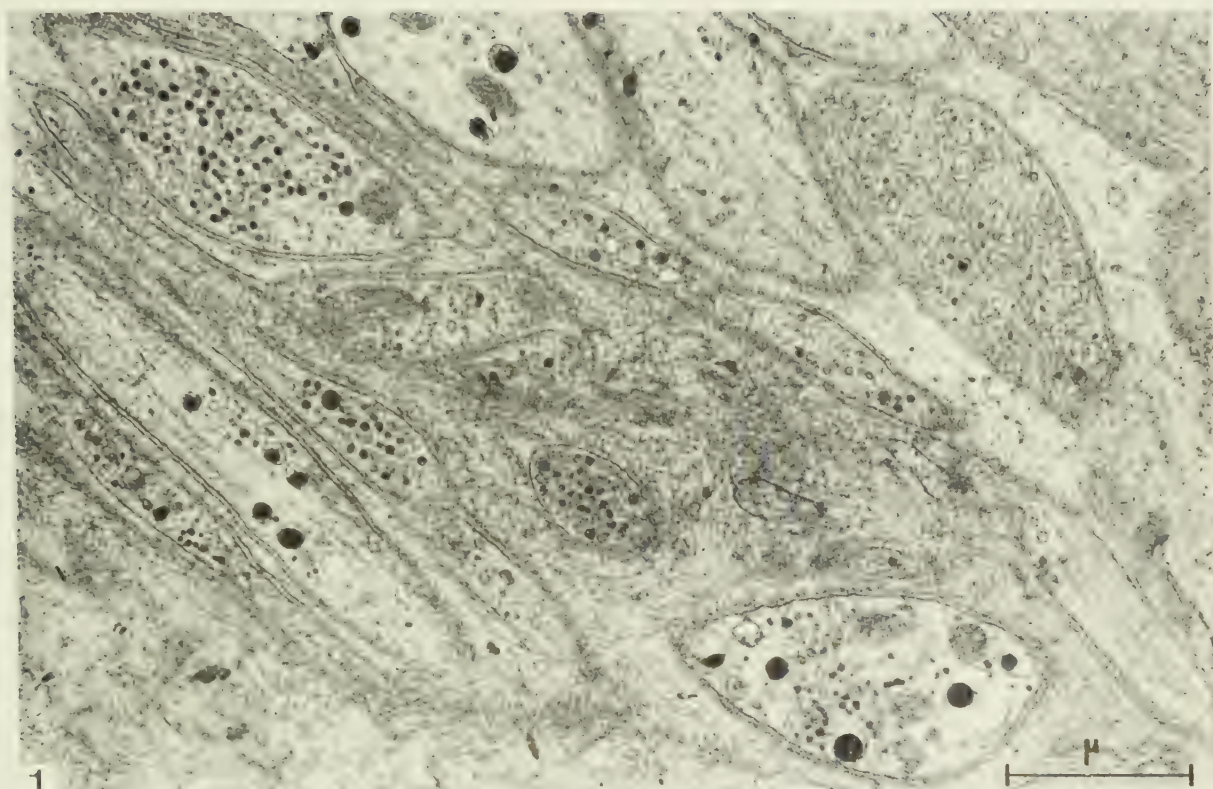
Injection intrapéritonéale de réserpine. Des axones, dans les espaces péricapillaires, possèdent des vésicules de type "a", à la suite de la déplétion du coeur dense des vésicules de type "b". Les vésicules de type "c" ne sont pas sensibles au traitement.

Fig. 3 - Lacerta muralis; Femelle adulte (L = 4,3 cm); 25 Mai (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 27 000).

Injection intrapéritonéale de métaraminol (= aramine). Déplétion des vésicules de type "b", en relation avec la disparition des catécholamines.

Fig. 4 - Lacerta viridis; (Mâle adulte); 13 Juin (matin); Gl-Os-Ph.  
(X 36 000).

Injection intrapéritonéale d'iproniazide. Remarquer la persistance des vésicules de type "c" et une prédominance des vésicules de type "b", en rapport avec l'inhibition des monoamines-oxydases.







se maintenir, en nombre plus ou moins réduit, dans certaines fibres. Ceci est plus particulièrement évident chez L. viridis.

Ces faits sont à rapprocher de ceux que nous avons obtenus par la technique de Falck et Hillarp où les traitements, à des doses élevées, n'abolissent pas la fluorescence verte.

Les seules vésicules de type B sont donc vidées de leur contenu vésiculaire (au profit de l'accroissement en vésicules A). En fonction des résultats de la fluorescence nous pensons, avec Taxi et Droz (1966 b, 1967), que les vésicules de type B (ou II de Taxi et Droz) retiennent une substance catécholaminergique, comme la noradrénaline.

b) Injection d'aramine.

L'aramine produit également une déplétion des catécholamines stockées (Udenfried et Zaltzman-Nirenberg, 1962; Gessa et coll., 1962). Cette propriété a déjà été testée par Pellegrino de Iraldi et coll. (1965) dans les terminaisons nerveuses de l'épiphyse du Rat. A des doses de 25-30 mg/kg, ils obtiennent une déplétion complète des vésicules à grains denses.

Une dose unique de 50 mg/kg ou de 70 mg/kg (sacrifice 9 heures après) provoque, chez Lacerta (muralis et viridis), une déplétion des vésicules B (Pl. XLVI, 3). Mais, de nombreuses fibres montrent encore des vésicules B, contrairement à Pellegrino de Iraldi et coll. (1965) chez le Rat. Les vésicules de type C ne sont pas modifiées.

c) Injection d'iproniazide.

L'iproniazide est reconnue comme étant un inhibiteur des monoamines-oxydases (Zeller et coll., 1952; Zeller et Barsky, 1952). Elle a été également utilisée par Pellegrino de Iraldi et coll. (1965). A une dose unique de 150 à 200 mg/kg (injection intrapéritonéale; sacrifice 14 h après), un certain nombre de fibres ont une quantité réduite de vésicules A (Pl. XLVI, 4), au profit d'un accroissement numérique des vésicules B. A la Pl. XLVI, 4, la présence de nombreuses vésicules C est fortuite. Cependant l'action de l'iproniazide ne peut être généralisée à toutes les fibres.

### III. - L'INNERVATION AFFERENTE MONOAMINERGIQUE DES OISEAUX.

#### A - PREUVES ULTRASTRUCTURALES.

Notre étude concerne ici essentiellement Pica pica et Sturnus vulgaris. Nous l'allégerons de détails, vu les similitudes existant avec l'épiphyse des Lacertiliens.

##### 1 - Dans les espaces périvasculaires (Pl. XLVII, 2, 3).

Les recherches antérieures (Collin, 1966 c) avaient posé le problème de la nature de sections à grains denses, rencontrées dans les espaces périvasculaires de Pica. En fait, tout récemment (Collin, 1968 a, 1969 c), ces prolongements sont reconnus comme appartenant soit à des cellules de la lignée sensorielle, soit à des fibres afférentes.

##### a) Faisceaux de fibres amyéliniques.

Les fibres contiennent les éléments habituels (neurofilaments, neurotubules, mitochondries orientées longitudinalement et de rares vésicules claires et denses). Extérieurement, ils sont limités par une membrane basale. Des lemmocytes accompagnent les axones.

##### b) Régions terminales et préterminales des axones.

Elles contiennent les trois types classiques de vésicules et des particules de glycogène ( $\beta$  isolées ou  $\alpha$ ). Les régions terminales sont plus particulièrement riches en vésicules.

- Vésicules du type A (Fig. 9, Pl. XLVII, 3) : vésicules claires, limitées par une membrane unitaire d'un diamètre de 300 à 700 Å (diamètre le plus fréquent 450 Å environ).

- Vésicules de type B (Fig. 9, Pl. XLVII, 3), de même diamètre que les précédentes, mais plus nombreuses. Elles contiennent un noyau dense central ou excentrique.

- Vésicules du type C (Fig. 9, Pl. XLVII, 3) : nettement moins nombreuses que les précédentes, d'un diamètre variant de 800 Å à 2200 Å (diamètre le plus fréquent 1400 Å environ), elles sont pourvues d'un noyau dense excentrique plus ou moins développé.

Les mitochondries claires (très sensibles aux fixateurs) sont encore présentes dans les mêmes régions. Les zones préterminales sont riches en neurotubules et neurofilaments, orientés longitudinalement. Une membrane basale est facultative au niveau des terminaisons.

Chez Pica, les axones pénètrent entre les prolongements des PRS et les capillaires. Se rencontrent également des fibres isolées entre des pédicules contigus (Pl. XXX, 2).

##### 2 - Dans l'épithélium folliculaire et lobulaire (Pl. XLVII, 1).

Des fibres isolées ou des terminaisons axoniques, ayant les mêmes caractères que les terminaisons périvasculaires, sont présentes dans l'épithélium épiphysaire (Fig. 9; Pl. XLVII, 1). Cependant, ces afférences intraépithéliales semblent relativement peu abondantes. Des contacts synaptiques axo-somatiques, avec des PRS, n'ont encore pu être enregistrés.

B - HISTOCHIMIE DES FIBRES.

Six exemplaires de Pica provenant d'un même nid ont été traités par la technique de Falck et Hillarp (2 individus, parmi les six, n'ont pas subi le traitement à la paraformaldéhyde). Les animaux sont tués par décapitation, soit à 10 h, soit à 14 h. Dans tous les cas, les observations se rapportent à des épiphyses qui ont été extraites du cerveau, de telle sorte que l'emplacement des faisceaux, à l'origine du réseau catécholaminergique, ne peut être précisé. Certaines épiphyses (3) sont traitées en même temps que celles de Lacerta muralis.

A la périphérie de l'épiphyse de Pica, il existe des plexus nerveux, plus ou moins importants. Les fibres (fluorescence verte) pénètrent dans l'épiphyse, par l'intermédiaire des espaces périvasculaires (Pl. IV, 5), de telle sorte que les lobules et follicules épiphysaires se trouvent ainsi grossièrement limités, à leur périphérie. Les plexus forment parfois des ramures minuscules (Pl. IV, 5). Dans les espaces périvasculaires, les axones sont très fins : ils apparaissent, soit isolés, soit groupés et présentent l'aspect "variqueux" classique, correspondant à des zones de forte concentration en catécholamines. A cause de l'incidence de certaines coupes (sections tangentielles aux follicules par exemple), il est parfois délicat de garantir la pénétration des fibres dans l'épithélium épiphysaire, à partir des espaces péri-capillaires. La fluorescence verte des fibres est intense dans les conditions naturelles d'observation : cependant, après 8 à 10 minutes d'exposition au rayonnement U.V., la fluorescence qui persiste est néanmoins atténuée (caractère de spécificité). Une telle répartition des fibres a déjà été reconnue pour certains Oiseaux (Stammer, 1961; Ariëns Kappers, 1965). Leur nature catécholaminergique est maintenant précisée.

Dans l'épiphyse de Sturnus (Pl. IV, 6), des remarques analogues peuvent être faites. Mais, dans les conditions de recherche, précisées plus haut (- on doit tenir compte du nycthémère -; Quay, 1966), une fluorescence jaune typique, évoquant l'existence de 5-HT (Collin, 1969 c), ne peut être considérée.



PLANCHE XLVII.

INNERVATION SYMPATHIQUE DE L'EPIPHYSE DE PICA PICA.

(Jeune Pie mâle de 145 gr; 31 Mai (matin); Gl-Os-Ph).

Fig. 1 - (X 19 500).

Une afférence catécholaminergique (CA), dans l'épithélium folliculaire et lobulaire, pénètre entre les cellules "interstitielles" (CI) et les PRS. Les 3 types de vésicules des fibres sympathiques sont visibles : noter cependant une prédominance de vésicules de type b. Aucune synapse axo-somatique n'est apparente dans cette région très probablement terminale de l'axone.

(N : noyau).

Fig. 2 - (X 19 500).

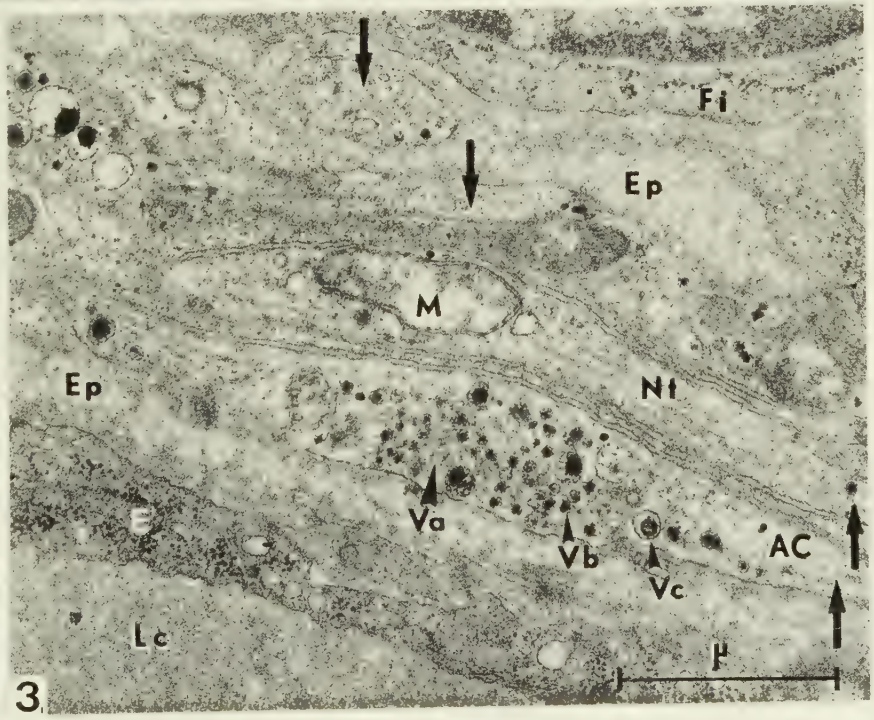
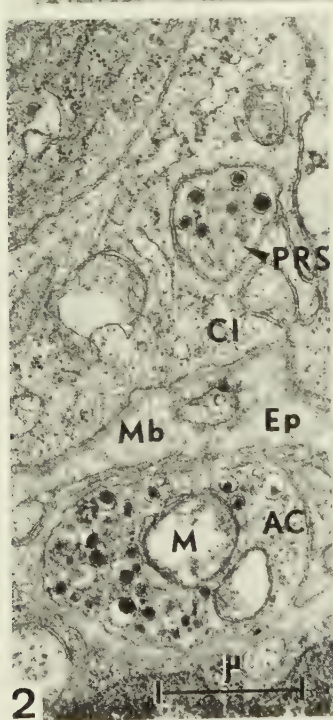
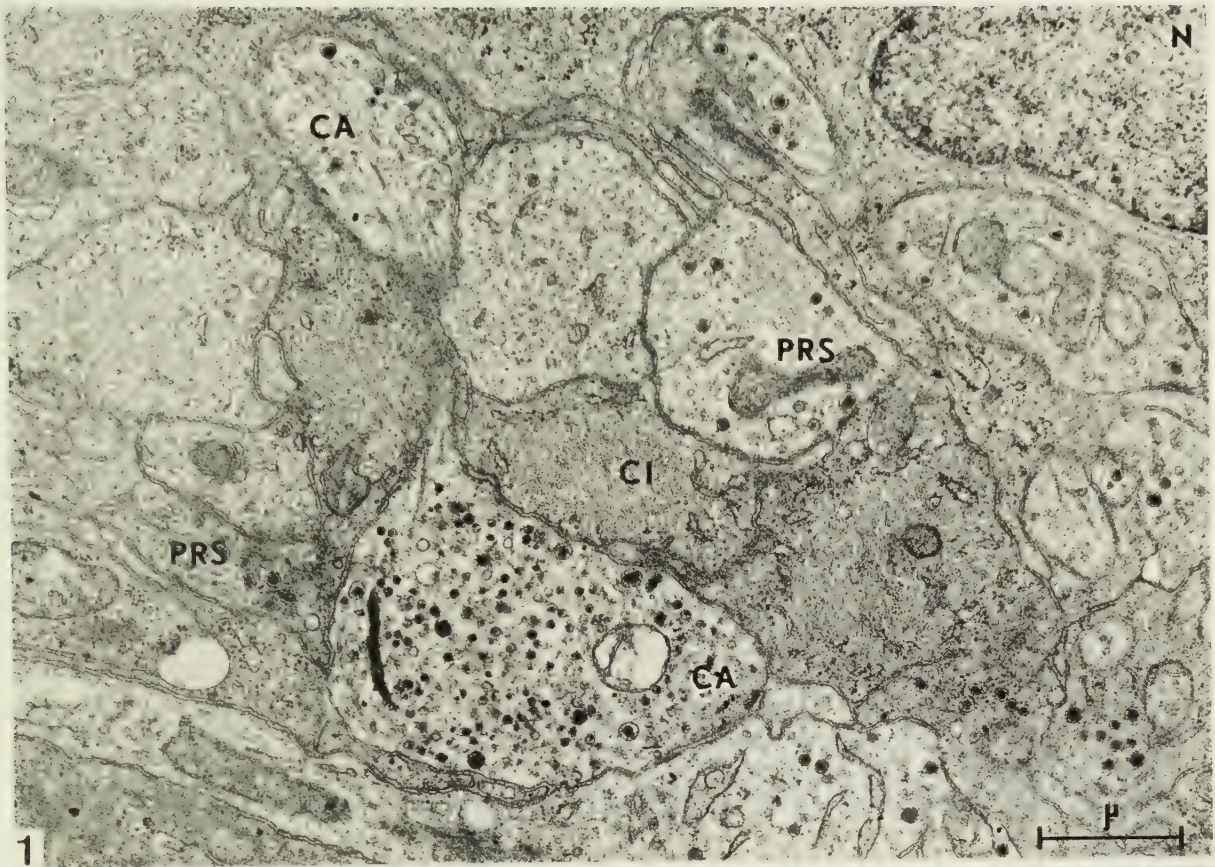
Dans l'épithélium épiphysaire, un prolongement de PRS, avec des grains de sécrétion, est "inclus" dans une cellule "interstitielle" (CI) qui s'appuie sur la membrane basale (Mb). Dans l'espace périvasculaire (Ep), une afférence catécholaminergique (AC) dont les vésicules présentent, par leur coeur dense excentrique, un aspect différent des grains de sécrétion du pédicule asynaptique.

(M : mitochondrie).

Fig. 3 - (X 29 500).

Dans l'espace périvasculaire (Ep), un faisceau afférent autonome (AC) est constitué d'axones plus ou moins chargés en vésicules des trois types : Va, Vb, Vc. Certains axones, indiqués par des flèches, sont pauvres en vésicules denses. Il faut encore signaler des neurotubules (Nt) et une mitochondrie (M). On constate (voir aussi fig. 1 et 2) que leurs mitochondries sont très sensibles aux fixateurs, contrairement à celles des autres types cellulaires.

(E : endothélium d'un capillaire; Fi : fibrocyte; Lc : lumière du capillaire).







#### IV. - DISCUSSION.

#### A - COMPARAISON DES RESULTATS FOURNIS PAR LA MICROSCOPIE ELECTRONIQUE AVEC LES DONNEES SUR LE SYSTEME NEUROVEGETATIF ET LE SYSTEME ORTHOSYMPATHIQUE DE LA GLANDE PINEALE DES MAMMIFERES.

##### 1 - Lacertiliens : Lacerta viridis et muralis, Tarentola.

Taxi et Droz (1966 a), à la suite des travaux de De Robertis et Pellegrino de Iraldi (1961) de Grillo et Palay (1962) de Richardson (1962) et de Taxi (1965), soulignent que "les vésicules présentes dans la partie terminale des axones du système neurovégétatif peuvent être classées en trois types principaux :

Type I : vésicules d'un diamètre compris entre 300 et 600 Å, apparemment vides après les fixations usuelles au tétr oxyde d'osmium ou à la glutaraldéhyde. Spécialement abondantes au niveau des synapses inter neurales ou myoneurales, elles sont en conséquence généralement appelées vésicules synaptiques.

Type II : vésicules de même diamètre, contenant une inclusion dense de taille et forme variables disparaissant sous l'action de la réserpine.

Type III : vésicules de diamètre compris entre 800 et 1600 Å, contenant également une inclusion centrale dense, mais pas ou peu sensible à l'action de la réserpine.

Il est donc intéressant de comparer la distribution et la taille des trois types de vésicules, rencontrées dans les terminaisons afférentes de Lacerta, avec leurs équivalentes chez les Mammifères. Dans la glande pinéale du Rat, les terminaisons orthosympathiques contiennent deux catégories de vésicules (claires et denses) selon De Robertis et Pellegrino de Iraldi (1961), De Robertis (1964), Pellegrino de Iraldi et coll. (1965), Rodin et Turner (1965, 1966). Les deux types de vésicules ont un diamètre moyen de 400 à 425 Å. Dans le même matériel, Bondareff (1965 a, b), Bondareff et Gordon (1966), Halaris et coll. (1967), Hassler et Bak (1966) trouvent des vésicules claires et denses de 450 Å environ de diamètre, mais encore des vésicules denses de diamètre plus élevé de 760 à 1000 Å. Toujours chez le Rat, Arstila (1967) note, de son côté, l'existence de vésicules claires et denses de 450 Å de diamètre moyen et des vésicules denses de diamètre plus élevé (1000 à 1200 Å). Enfin, chez le Chat et le Singe, Wartenberg (1968) trouve des vésicules claires et denses de 400 Å de diamètre moyen et un deuxième type d'un diamètre de 1000 à 1200 Å.

Ainsi, d'une façon générale, les données fournies pour les terminaisons du système orthosympathique des Mammifères sont en bon accord avec la classification établie par d'autres auteurs (Taxi et Droz, 1966 a).

Chez les Lacertiliens la classification en trois types de vésicules (Collin, 1967 c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1968, 1969) est conforme aux données se rapportant aux Mammifères. La taille des vésicules de type A (claires) et des vésicules de type B (à contenu dense) - mentionnée pour les terminaisons axoniques afférentes de Lacerta (voir précédemment) ou de Tarentola - correspond à celle des vésicules de 400 à 450 Å connues dans les terminaisons afférentes de la glande pinéale des Mammifères. Bien que les vésicules de type C des Lacertiliens aient un diamètre plus élevé que celui des vésicules du même type chez les Mammifères, le diamètre moyen reste cependant dans les mêmes marges. A noter également une quantité moins importante des vésicules C par rapport à celle des vésicules A et B.

Ces critères ultrastructuraux, établis pour les Lacertiliens, ne peuvent guère faire

douter de la nature sympathique des terminaisons axoniques. Pour d'autres Lacertiliens, la classification est différemment établie. Ainsi, Öksche et Kirschstein (1968) concluent à l'existence de fibres autonomes, mais ils ne considèrent que la présence de vésicules d'un diamètre moyen de 800 Å. Enfin, tout récemment, Petit (1969) signale également des fibres sympathiques dont les terminaisons sont caractérisées par trois types de vésicules. "Les vésicules de type I ont un diamètre de 500 à 600 Å et correspondent à des vésicules synaptiques. Le type II est représenté par les vésicules à cœur dense et les vésicules agranulaires de même taille (1000 à 1300 Å); le type III, assez rare, groupe des vésicules très denses (2200 à 3100 Å)". Les données d'Öksche et Kirschstein (1968), et de Petit (1969) sont donc assez différentes de celles fournies par les autres auteurs : il est actuellement difficile de discuter de leurs résultats, en absence de recherches pharmacologiques. Chez les Lacertiliens, les fibres afférentes ont été localisées dans les espaces périvasculaires. Une telle situation se rencontre également chez les Mammifères (voir les auteurs précédemment cités). Dans le cas de Lacerta, il est difficile d'admettre - vu l'importance de ce type d'innervation - que ce système afférent contrôle exclusivement l'appareil vasculaire. Les catécholamines doivent, vraisemblablement, intervenir dans la régulation de la fonction des cellules épiphysaires. Ceci se justifie d'autant plus que des terminaisons sympathiques sont rencontrées dans l'épithélium épiphysaire (Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1969, Petit, 1969). Mais d'une façon générale, chez Lacerta, de telles terminaisons sont beaucoup plus rares que dans les espaces périvasculaires. Il existe certainement des variations selon les Lacertiliens considérés. Dans l'épiphyse des Mammifères, les fibres intraépithéliales sont plus ou moins développées. Chez le Rat (voir auteurs cités antérieurement, Collin : chez le jeune), les fibres orthosympathiques sont abondantes. Par contre, chez le Hamster, nous avons eu beaucoup plus de difficultés à les rencontrer. Chez les Mammifères, l'existence de synapses axo-somatiques est exceptionnelle (Ariëns Kappers : communication personnelle, 1969). Pour les Lacertiliens (Collin, 1967 c, d; Collin et Ariëns Kappers, 1968; Wartenberg et Baumgarten, 1969; Petit, 1969), aucune différenciation synaptique n'est encore établie, ce qui encline à considérer que la libération des transmetteurs catécholaminergiques peut s'opérer dans l'épithélium épiphysaire, sans adaptation synaptique particulière (?).

Les fibres afférentes de la lumière épiphysaire présentent des contacts variés avec les cellules épiphysaires. Wartenberg et Baumgarten (1969), tendent à voir des rapports fonctionnels entre des segments externes à disques (Collin, 1968 b) et les axones afférents. Pour plusieurs raisons, une telle conception ne semble pas être justifiée. L'observation - unique pour des Vertébrés - de telles relations (segment externe-fibres) est un fait du hasard. Chez Lacerta muralis, aucun segment externe à disques, appartenant à des cellules "P", n'a montré, sur notre matériel, de tels contacts. Cependant, leur existence casuelle ne peut être mise en doute (Wartenberg et Baumgarten, 1969, fig. 2). De plus, des rapports de voisinage avec des segments externes rudimentaires sont à noter (Pl. XLV, 3). Il nous paraît évident que les faisceaux axoniques de la lumière, rasant l'épithélium épiphysaire, auront - ou non - des "contacts" avec des formations variées, sans pour cela que ces rapports aient une signification fonctionnelle.

La présence de fibres, dans la lumière épiphysaire, nous semble devoir être considérée en rapport avec la phylogénie de l'organe. Ce point reste, cependant, délicat à envisager, en raison d'une absence de données relatives à un éventuel système sympathique chez les Anamniotes. A titre d'hypothèse, nous pensons que le système afférent s'est mis progressivement en place chez les Anamniotes. Les fibres pénètrent dans l'épithélium, essentiellement par les espaces périvasculaires, mais encore par la lumière épiphysaire : cette condition pourrait être celle de l'Amniote Lacerta. Une telle pénétration, en relation avec la structure compacte, est plus systématique chez les Ophiidiens et les Mammifères. Mais il nous paraît invraisemblable que de telles fibres puissent contrôler la fonction sensorielle, par l'intermédiaire du segment externe. De plus, il est hautement probable que, au cours de la fixation et de l'inclusion, de faux contacts soient induits.

En conclusion, l'innervation afférente, chez certains Lacertiliens, présente des caractères - voisins de celle de la glande pinéale des Mammifères - qui concernent non seulement la localisation des terminaisons axoniques, mais encore l'ultrastructure des constituants vésiculaires.

## 2 - Oiseaux : Pica, Sturnus.

Les axones afférents de Pica et de Sturnus se distinguent ici de ceux des Reptiles et des Mammifères, par la taille un peu plus importante des vésicules C. La possibilité d'un gonflement, entraîné au cours des processus de fixation, n'est pas exclue, malgré les précautions prises, tout particulièrement dans les séries de 1968. En effet, si les organites des cellules de l'épithélium épiphysaire sont bien conservés, les mitochondries des fibres donnent, très régulièrement, l'impression d'être mal préservées (Pl. XLVII). Des fixations, par perfusion, seraient peut-être de meilleure qualité.

## B - LES APPORTS DE L'HISTOCHIMIE DANS L'IDENTIFICATION DE LA NATURE CATECHOLAMINERGIQUE DES FIBRES.

La technique de Falck et Hillarp, grâce aux réactions qui s'établissent entre les catécholamines primaires (dopamine et noradrénaline) ou secondaires (comme l'adrénaline) et la formaldéhyde, fournit des résultats intéressants pour la détection des fibres catécholaminergiques. L'intensité de la fluorescence est variable selon les monoamines considérées, de même que la longueur d'onde d'émission et d'excitation maximales (Corrodi et Jonsson, 1967, Jonsson, 1967).

La fluorescence verte des fibres, tant chez les Oiseaux que chez les Lacertiliens, correspond parfaitement à l'identification ultrastructurale des fibres afférentes : la nature catécholaminergique de telles fibres ne peut être mise en doute. Une identification précise de ces monoamines nécessite cependant l'usage des méthodes micro-spectrométriques.

Chez Lacerta, plus particulièrement, et chez les Oiseaux, ce type d'innervation paraît être bien représenté. Avec la structure lobulaire et folliculaire de l'épiphyse de Pica, la pénétration des fibres est plus poussée chez les Oiseaux que chez les Reptiles. Cette situation est encore plus accentuée dans des épiphyses compactes, comme celles des Ophidiens (Quay, Ariëns Kappers, et Jongkind, 1968) ou des Mammifères (Owman, 1965).

Mais, aussi bien chez les Lacertiliens que chez les Oiseaux étudiés ici, la fluorescence des fibres est franchement verte. Nous n'avons pas rencontré de fluorescence jaune-verte, ou même de fluorescence franchement jaune, suggérant la possibilité de l'existence de fibres sérotoninergiques. Chez plusieurs Mammifères, Owman (1965) a enregistré des variations. Par exemple, chez le Hamster, le Lapin, le Chat, le Mouton, le Boeuf et le Cochon, il montre que les fibres stockent une catécholamine primaire alors que celles du Cobaye contiennent surtout une indolamine comme la 5-HT.

En accord avec Owman (1965), pour certains Mammifères, nous pensons que les terminaisons nerveuses stockent, au moins pour les Sauropsidés de cette étude, une catécholamine primaire (dopamine, noradrénaline).



PLANCHE XLVIII.

LOCALISATION DES MONOAMINES EPIPHYSAIRES DE LACERTILIENS PAR LA TECHNIQUE DE  
FALCK ET HILLARP.

Fig. 1 - Lacerta viridis - 4 Septembre (après-midi).

L'épithélium de type sensoriel (EPI) montre une fluorescence jaune, caractéristique de la présence de 5 - HT. A la périphérie de l'organe, des afférences catécholaminergiques indiquées par des flèches ont une fluorescence verte.  
(Ep : espace péricapillaire; L : lumière).

Figs. 2 et 3 - Lacerta viridis - 6 Septembre (après-midi).

A un fort grossissement, la fluorescence jaune, correspondant à la présence de 5 - HT, est localisée étroitement aux PRS. Elle est particulièrement intense dans la région supranucléaire du segment interne (SI) et dans les pédicules basaux (Pé) des PRS. La fluorescence verte, indiquée par des flèches (fig. 3), correspond aux afférences catécholaminergiques des espaces périvasculaires.

(Ep : espace périvasculaire; EPI : épithélium épiphysaire; L : lumière; N : emplacement du noyau des PRS).

Fig. 4 - Lacerta muralis - 9 Septembre (après-midi).

Mêmes remarques qu'à la fig. 1. Néanmoins, la fluorescence jaune est davantage localisée à la base de l'épithélium épiphysaire.

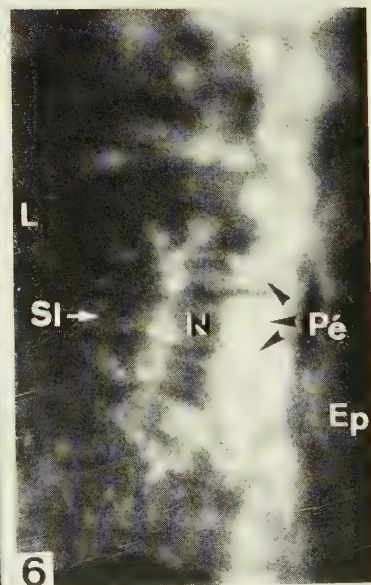
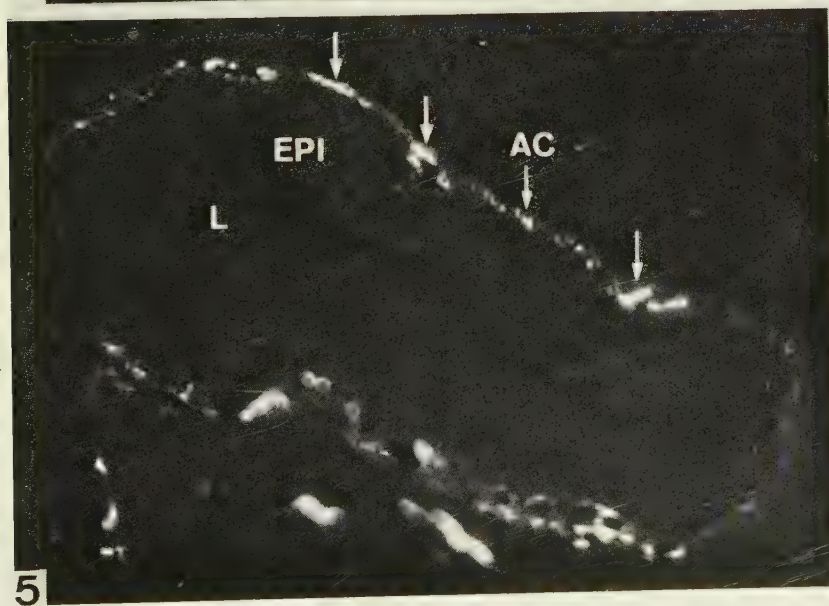
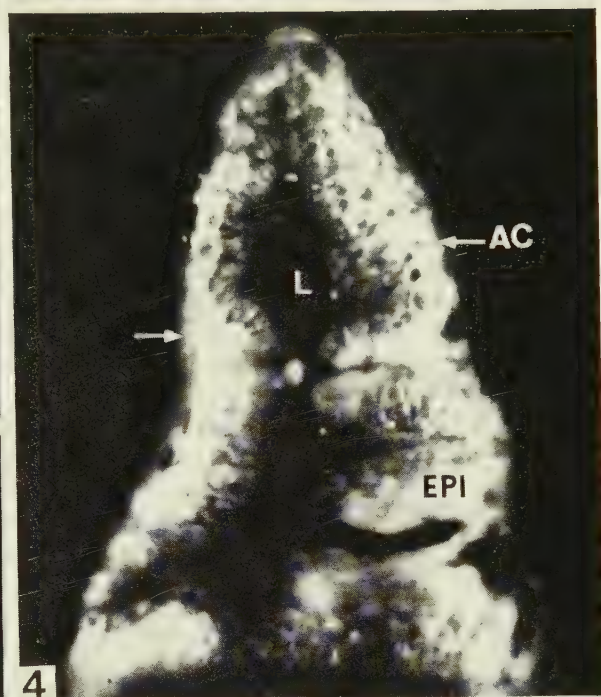
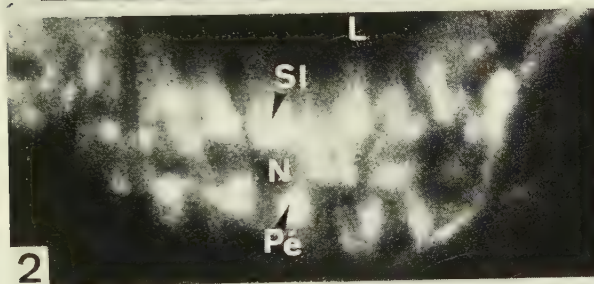
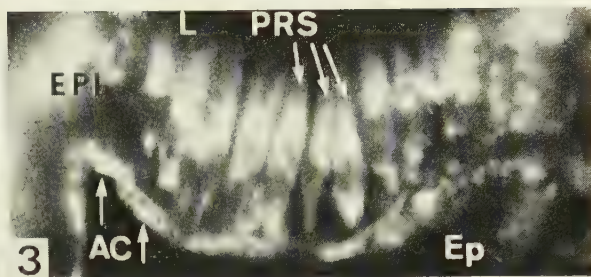
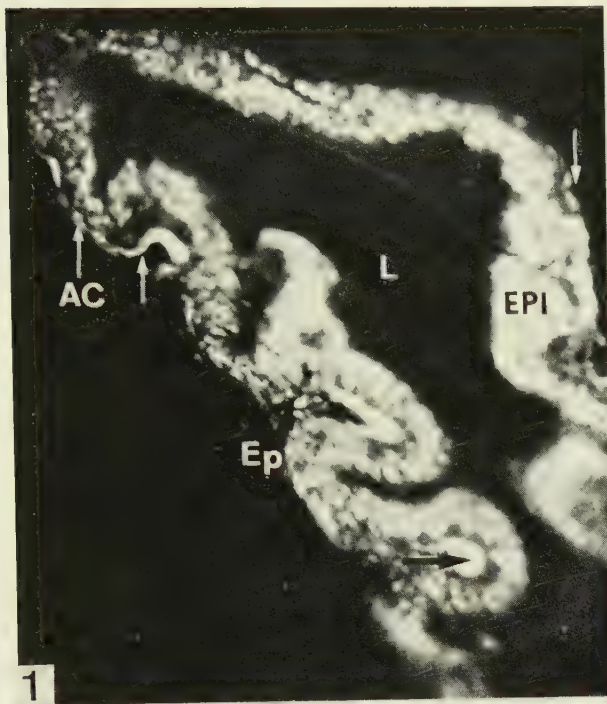
Fig. 5 - Tarentola mauritanica - 11 Septembre (après-midi).

L'épithélium épiphysaire (EPI) ne montre pas de fluorescence jaune. Par contre, à la périphérie de l'organe pinéal, une fluorescence verte, soulignée par des flèches, est à attribuer aux afférences catécholaminergiques (AC) des espaces périvasculaires.  
(L : lumière).

Fig. 6 - Lacerta muralis - 10 Septembre (après-midi).

La fluorescence jaune épithéliale, en faveur de la présence de 5 - HT, est située au niveau des PRS. Elle est peu développée dans la région supranucléaire du segment interne (SI); par contre, les pédicules basaux sont très fluorescents.

(Ep : espace périvasculaire; L : lumière; N : noyau).







C - SUR LA LOCALISATION DES PERIKARYONS DES FIBRES AFFERENTES  
ET LA SIGNIFICATION POSSIBLE DE CE TYPE D'INNERVATION  
CHEZ LES LACERTILIENS ET LES OISEAUX. CONCLUSIONS.

Ces recherches permettent de mettre en évidence l'existence de fibres nerveuses, dans l'épiphyse des Lacertiliens et des Oiseaux, présentant des analogies ultrastructurales et histochimiques avec celles des Mammifères. L'épiphyse des Mammifères est généralement considérée comme exclusivement glandulaire. C'est à Ariëns Kappers que revient le mérite d'avoir pu démontrer la nature orthosympathique d'un tel système (1960). Il a fait connaître que les périkaryons des fibres sont localisés dans les ganglions cervicaux supérieurs. Les recherches pharmacologiques, autoradiographiques, associées ou non à la ganglionectomie, ont corroboré les résultats obtenus par Ariëns Kappers et fixé la nature monoaminergique de telles fibres (Anderson, 1965; Arstila, 1967; Bertler, Falck et Owman, 1963; Bondareff, 1965 a, b; Clementi et coll., 1965; De Robertis, 1964; De Robertis et Pellegrino de Iraldi, 1965; Gusek et coll., 1965; Hallaris et coll., 1967; Hassler et Bak, 1966; Owman, 1965; Pellegrino et De Robertis, 1961, 1963; Pellegrino de Iraldi et coll., 1965; Rodin et Turner, 1965, 1966; Taxi et Droz, 1966 b, 1967; Wartenberg, 1968; Wartenberg et Gusek, 1965; Wolfe, 1965; Wolfe et coll., 1962).

Un tel système afférent, présumé par Vivien (1964 a) chez un Ophidien, a reçu des preuves cytologiques et histochimiques grâce aux travaux de Quay, Ariëns Kappers et Jongkind (1967). Cependant, pour les Ophidiens, les Lacertiliens et les Oiseaux, on ne dispose encore d'aucune donnée relative à la localisation des périkaryons.

En ce qui concerne les Lacertiliens, Stiemens (1934) montre l'existence d'un ganglion cervical orthosympathique unique chez Tejus, alors que chez Lacerta viridis et muralis Hirt (1934) décèle deux ganglions cervicaux supérieurs de taille différente : le plus développé étant rostral et le plus petit caudal. Chez les Oiseaux, une paire de ganglions cervicaux supérieurs est également présente. Chez Sturnus vulgaris, qui nous intéresse plus particulièrement pour les conséquences de la résection, Tixier-Durivault (1942) - cité par Portmann (1950) a pu localiser l'emplacement des ganglions cervicaux supérieurs.

Selon Lauber, Boyd et Axelrod (1968) il ne semble pas, tout au moins chez le Poulet, que l'énucléation des yeux et la résection des ganglions sympathiques retentissent sur l'activité hydroxyindole-O-méthyltransférase. Ces résultats, contraires à ceux obtenus chez les Mammifères, montrent bien l'intérêt que présente une ganglionectomie chez les Reptiles et les Oiseaux, afin de vérifier si leur innervation afférente a une origine semblable à celle des Mammifères. Il n'est pas du tout évident que la situation rencontrée chez le Poulet puisse être généralisée aux Sauropsidés. A la suite des preuves de l'existence d'une innervation afférente, il convient encore d'en définir le rôle et d'établir éventuellement la part qui lui revient dans les mécanismes de synthèse, de sécrétion et d'excrétion des dérivés indoliques au niveau des PRS.

La nature catécholaminergique des afférences nerveuses est établie chez des Lacertiliens et des Oiseaux. L'action des drogues, chez les Lacertiliens, est bien moins spectaculaire que chez les Mammifères. Elle reste délicate à interpréter. Dans l'état actuel de ces recherches, il est difficile d'assurer si la sensibilité des fibres, aux drogues, est dissemblable de celle des homéothermes ou si le renouvellement des monoamines s'effectue selon des modalités différentes de celles des Mammifères. Comme l'ont déjà suggéré Quay, Ariëns Kappers, Jongkind (1968), les travaux relatifs à l'innervation sympathique des Vertébrés inférieurs sont rares. Néanmoins, les études combinées, cytologiques, histochimiques et expérimentales laissent à penser actuellement que les vésicules de type B des Lacertiliens représentent le support des catécholamines. Il s'agit de fibres adrénérgiques. En ce sens, nous rejoignons les conclusions de Taxi et Droz (1967 b) relatives à l'innervation de l'épiphyse des Mammifères.



## DISCUSSION GENERALE - PHYLOGENESE.

### CONCLUSIONS.

Les modalités de transformation de l'organe pinéal ont attiré de nombreux auteurs, depuis la fin du siècle dernier. On n'insistera jamais trop sur l'intérêt et l'importance de telles études, qui ont été longtemps limitées aux aspects morphologiques et histologiques (voir INTRODUCTION). Cette limitation ne pouvait être levée que par l'avènement du microscope électronique qui permet d'aborder le problème à l'échelle des transformations cellulaires. L'étude systématique des types cellulaires, que nous poursuivons depuis plusieurs années, contribue à fixer des maillons importants de la phylogénie des cellules pinéales. A chaque fois que cela a été possible, nous avons essayé de déduire les incidences fonctionnelles, en rapport avec les données biochimiques et physiologiques actuelles.

Par la découverte du photorécepteur rudimentaire chez divers Sauropsidés, nous pensons être en mesure d'expliquer le passage du photorécepteur des Anamniotes au pinéalo-cyte des Mammifères (Collin, 1966 c; 1967 c; 1968 a; Lutz et Collin, 1967; Collin et Ariëns Kappers, 1968). Nous détaillerons plus particulièrement ici cette conception phylétique.

Pour l'organe pinéal, dresser un parallèle avec la rétine des yeux latéraux est, depuis longtemps, un lieu commun qui paraît, cependant, avoir été insuffisamment exploité. La "rétine" de l'épiphyse des Anamniotes et de certains Amniotes est plus simple que celle des yeux. Il ne semble pas qu'on puisse y trouver les équivalents des neurones bipolaires ou des cellules de connexion. Les photorécepteurs (cônes et bâtonnets) étant reconnus comme les éléments les plus spécialisés de la rétine, il est alors tentant de transposer cette conception (tout en l'adaptant !) non seulement à l'organe pinéal des Anamniotes, mais encore à celui des Sauropsidés et des Mammifères. Néanmoins, cette thèse est pleinement défendable dans la mesure où il est possible de démontrer :

- que le "potorécepteur" est un élément permanent dans la série des Vertébrés. Il faut établir le concept d'une lignée des cellules sensorielles.

- que le photorécepteur (ou ses dérivés) est essentiel dans la fonction épiphysaire, de la même façon que les cônes et les bâtonnets sont primordiaux dans la rétine. Mais, en rapport avec la phylogénie, le type cellulaire au départ sensoriel, peut subir une mutation de fonction.

L'organe pinéal de Lampetra planeri permet de considérer, pour les photorécepteurs, un ensemble de caractères en faveur de la fonction sensorielle des Pétromyzontoides. Le photorécepteur - dont le segment externe est voisin de celui des cônes - montre une organisation bipolaire, de même qu'une répartition stricte des organites cellulaires. Les conne-



xions synaptiques (type ruban) avec les cellules ganglionnaires sont bien différenciées. Le tractus pinéal est relativement riche en axones, très vraisemblablement efférents. Ces éléments, de même que diverses adaptations à la réception de l'énergie rayonnante, suggèrent bien que l'organe est photosensible. Se pose alors la question de la signification de la photosensibilité : la réponse tient avant tout à la découverte du trajet et de la terminaison des axones efférents, dans le système nerveux central (recherches en cours avec la collaboration de A. Meinie).

Malgré la disparition du complexe pinéal chez les Myxinidés, un Pétromyzontoïde s'est imposé à nous comme une sorte de modèle, à cause de sa situation dans l'échelle zoologique. Il ne faut cependant pas prétendre que ce choix soit parfait. Si la signification exacte de la photosensibilité nous échappe, les aspects morphologiques et cytologiques de l'organe pinéal de Lampetra permettent de saisir, à l'appui de l'étude des Poissons (Breucker et Horstmann, 1965; Rüdeberg, 1966-1969; Oksche et Kirschstein, 1967) et des Batraciens (Eakin et coll., 1961-1963; Oksche et coll., 1962-1965; Kelly et coll., 1964-1965; Ueck, 1968 b), un certain nombre de modalités relatives à la rudimentation sensorielle des Amniotes.

Les photorécepteurs se maintiennent chez tous les Anamniotes étudiés jusqu'à ce jour. Cependant, Kelly (1965) fait remarquer des modifications importantes au cours de l'ontogénie (voir aussi les études préliminaires de l'adulte de Taricha).

Les investigations cytophysiologiques effectuées, chez les Poissons et les Anoures, ont pu être influencées par les résultats électrophysiologiques de Dodt et coll. (1962-1966), Morita (1965-1966). La rudimentation possible d'une partie de l'appareil sensoriel n'est pas établie. La pluralité des cellules sensorielles des Reptiles (CHAPITRE IV) et les résultats de Kelly (1965) suggèrent que la régression sensorielle pourrait se mettre en place chez des Anamniotes, autres que les Urodèles. Les recherches actuelles de Meinie (1969 a, b, en préparation) sur l'organe parapyréal de Lampetra fournissent, pour un dérivé pariétal d'Anamniote, un exemple de régression sensorielle partielle (voir aussi Oksche et Vaupel-von Harnack, 1965, à propos de l'organe frontal de Rana). Ces quelques considérations suggèrent qu'il faudra approfondir l'étude des Poissons et des Batraciens pour saisir les signes préliminaires de l'orthogénèse régressive sensorielle chez les Vertébrés inférieurs.

La régression sensorielle est évidente chez les Reptiles. A lui seul, ce groupe renferme tous les types cellulaires de la série sensorielle : des photorécepteurs (P), des photorécepteurs rudimentaires (PR) et des pinélocytes (PI). Mais, pour les raisons évoquées antérieurement, le PR ne peut être considéré comme typiquement reptilien. L'originalité de ce type cellulaire tient à la régression de ses régions polaires : segment externe rudimentaire, pédicule asynaptique. Il devient autonome vis-à-vis de l'innervation sensorielle. Il montre des contacts avec la membrane basale et, en conséquence, une polarité vasculaire. Certaines espèces sont nanties de "rubans circonscrits par des vésicules". Le PR est donc la cellule-clé qui permet d'interpréter aujourd'hui la perte de la fonction sensorielle. Il conserve l'architecture générale des photorécepteurs, la répartition stricte des organites cellulaires. En fonction des transformations polaires, la dénomination de photorécepteur rudimentaire est pleinement justifiée. Cependant, il paraît hautement probable qu'une fonction sensorielle résiduelle persiste chez certains Lacertiliens, comme Lacerta, à cause de la présence de rares cellules "P" (Collin, 1968 b), de rares cellules ganglionnaires (Ariëns Kappers, 1966, 1967; Collin et Ariëns Kappers, 1968; et les résultats de cette étude) et d'un tractus pinéal montrant une réduction notable du nombre des axones (CHAPITRE IV).

Mais il ne faut pas négliger le fait que certains Reptiles primitifs, comme le Rhyncocephale Sphenodon, ont pu maintenir une activité sensorielle bien développée.

Chez les Chéloniens, étudiés jusqu'à ce jour, l'épiphyse est affectée d'une régression sensorielle, à cause d'une prédominance de photorécepteurs rudimentaires. Une fonction sensorielle résiduelle, qui trouve difficilement des preuves, ne peut cependant être écartée (Vivien, 1969; communication personnelle).

L'ensemble de ces données montre bien que le photorécepteur rudimentaire a pris, chez les Reptiles, largement la place des photorécepteurs. Le détail des caractères ultra-

structuraux, établi dans notre étude, ne fait plus douter de la filiation existant entre ces deux types cellulaires.

Les Oiseaux étudiés, envisagés aux différents stades de la vie, permettent de conclure que les PR, non seulement se maintiennent, mais présentent des caractères morphologiques très voisins de ceux des Reptiles. La polarité vasculaire des pédicules asynaptiques est accrue par la colonisation des espaces périvasculaires, situation qui n'était jusqu'ici connue que pour les pinéaloctes des Mammifères (Wolfe, 1965; Arstila, 1967; Wartenberg, 1968). Un segment externe rudimentaire persiste à tous les stades (embryon, immature et adulte). Nos résultats (1966-1969) ont toujours été en parfait accord avec ceux de l'électrophysiologie (Morita, 1966; Ralph et Dawson, 1968) et favorables à une régression très importante, sinon totale de la photosensibilité au sens conventionnel. Comme certains Reptiles (*Anguis*, *Chalcides*, *Testudo*), certains Oiseaux (*Vanellus*, *Coturnix*) ont conservé des rubans circonscrits par des vésicules. Nous ne disposons pas encore des preuves satisfaisantes de l'existence d'une innervation sensorielle résiduelle.

A propos des Ophidiens et des Mammifères, nos recherches sont effectuées chez la Vipère aspic, le Rat et le Hamster. Les résultats obtenus n'ont pas été développés dans les chapitres antérieurs car, d'une façon générale, ils ne font que corroborer ceux de Vivien (1964 a) chez la Couleuvre, de Wolfe (1965), Arstila (1967) chez le Rat, de Sheridan et Reiter (1968) chez le Hamster. Néanmoins, ces investigations nous sont très précieuses, car elles permettent de situer le pinéaloctes dans son contexte phylétique. La parenté du pinéaloctes avec le PR ne pouvait être abordée qu'à la suite d'une meilleure connaissance de l'épiphyse des Sauropsidés.

Les auteurs sont unanimes à identifier, maintenant, deux types cellulaires spécifiques dans la glande pinéale des Mammifères :

- les pinéaloctes (ou cellules principales, cellules parenchymateuses).
- les cellules "interstitielles" (ou cellules gliales).

La glande a une structure compacte. Elle est bien vascularisée et son innervation orthosympathique, établie par Ariëns Kappers (1960) a reçu de nombreuses preuves en microscopie électronique.

Un segment externe n'est généralement pas signalé pour le pinéaloctes. Cependant Vivien (1964 a), chez la Couleuvre, fait remarquer l'existence d'un cil de structure 9 + 0. Anderson (1965), chez le Boeuf et le Mouton, note un cil d'aspect bulbeux, dont les 9 doublets ont subi des modifications. Arstila (1967) signale également l'existence de cils. Par son corps cellulaire, qui émet des prolongements, le pinéaloctes rappelle un neurone, au point que Wartenberg (1968) distingue, chez les Mammifères, des pinéaloctes unipolaires et multipolaires (voir aussi : Anderson, 1965; Sano et Mashimo, 1966). Nous avons vu également que les pédicules synaptiques et asynaptiques des photorécepteurs et des photorécepteurs rudimentaires pouvaient présenter une structure multipolaire. Vraisemblablement, en rapport avec la réduction importante ou la perte complète de la cavité de l'organe, le pinéaloctes se trouve dépourvu de segment externe atypique bien développé. Le cytoplasme s'est généralement ramassé autour du noyau pour constituer, au niveau du corps cellulaire, le périkaryon (Fig. 12). L'étude ultrafine des organites cytoplasmiques montre que tous les constituants des photorécepteurs rudimentaires s'y retrouvent.

Le diplosome est généralement localisé au voisinage de l'appareil de Golgi. Il a été rencontré par Vivien (1964 a - Couleuvre), Anderson (1965 - Boeuf, Mouton), Arstila (1967 - Rat), Leonhardt (1967 - Lapin), Wartenberg (1968 - Singe, Chat), Sheridan et Reiter (1968 - Hamster). Des racines à striation périodique lui sont parfois associées (Arstila, 1967; Wartenberg, 1968).

L'appareil de Golgi, localisé le plus souvent dans le périkaryon, est signalé dans tous les cas. Des grains denses, structurés comme les grains de sécrétion de l'Oiseau, se rencontrent à proximité de l'appareil de Golgi (Vivien, 1964 a; Anderson, 1965; Leonhardt, 1967, Sheridan et Reiter, 1968; Collin, 1968 c). L'origine golgienne de ces grains peut être assurée par Vivien (1964 a; Couleuvre) et par nous-même chez la Vipère aspic (Lutz et Col-



lin, 1967) et le Hamster (Collin, 1968 c). Sano et Mashimo (-1966- Chien), à propos de grains rencontrés dans les prolongements pinéaloctaires, suggèrent également un tel processus de genèse. En accord avec Vivien (1964 a) et Sano et Mashimo (1966), nous assimilons ces grains à des produits de sécrétion. Ils sont également observés dans les prolongements pinéaloctaires par De Robertis et Pellegrino de Iraldi (1961), Vivien (1964 a), Anderson (1965), Sano et Mashimo (1966), Arstila (1967), Leonhardt (1967), Halaris et coll. (1967), Sheridan et Reiter (1968), Collin (1968 c). Il est intéressant de faire remarquer que, chez l'embryon de la Vipère aspic (Lutz et Collin, 1967), sont également rencontrés des grains denses, dont l'origine golgienne a pu être démontrée. La taille des grains a été rapportée dans certains cas : 350 à 1400 Å (Sano et Mashimo, 1966 : Chien); 1000 à 1200 Å (Arstila, 1967 : Rat); 600 à 900 Å (Leonhardt, 1967 : Lapin); 700 à 1000 Å (Sheridan et Reiter, 1968 : Hamster). Chez la Vipère aspic, nous avons trouvé un écart de 550 Å à 1500 Å et chez le Hamster : 650 à 1700 Å.

Le chondriome est réparti dans le corps cellulaire du pinéaloctaire et les prolongements pinéaloctaires. Des amas de mitochondries, aux environs des centrioles (rappelant l'ellipsoïde des PR), ne sont que rarement observés (Leonhardt, 1967).

Le reticulum lisse ou rugueux est représenté dans tous les pinéaloctaires. Chez la Couleuvre (Vivien, 1964 a, 1965), le Rat (Wolfe, 1965), la Vipère aspic et le Hamster (Collin : non publié), les saccules ergastoplasmiques présentent des empilements, rappelant ceux des régions supranucléaires des photorécepteurs et des photorécepteurs rudimentaires.

Parmi les autres enclaves cytoplasmiques, il faut remarquer l'existence de lysosomes (recherches histochimiques d'Arstila, 1967), de corps multivésiculaires, de "coated vesicles" (également présentes dans les PR de Vanellus), d'inclusions lipidiques. Les structures filamenteuses (microtubules et microfilaments) ont été décrites aussi bien dans le péri-karyon que dans les prolongements pinéaloctaires.

Les prolongements pinéaloctaires et les pédicules des photorécepteurs rudimentaires présentent des caractères très voisins, aussi bien par leurs constituants, que par leurs rapports avec les espaces périvasculaires.

Il existe un ou plusieurs prolongements pinéaloctaires par pinéaloctaire. Ces processus contiennent des structures filamenteuses (Vivien, 1964 a; Anderson, 1965; Arstila, 1967; Leonhardt, 1967; Sheridan et Reiter, 1968; Wartenberg, 1968), plus particulièrement riches en microfilaments (Vivien, 1964 a et Collin - Vipère -) chez les Ophidiens et en microtubules, chez les Mammifères. Ces structures, de même que des mitochondries, sont orientées selon le grand axe des prolongements. Comme il a été signalé antérieurement, des grains denses émigrent dans les processus pinéaloctaires. Mais, comme pour les photorécepteurs rudimentaires se décèlent des vésicules claires de la taille des grains denses et des microvésicules de 300 - 500 Å, rappelant des vésicules "synaptiques" ou les vésicules de type Vp des PR. Ces constituants sont particulièrement caractéristiques dans la glande pinéale de la Vipère et du Hamster. De telles microvésicules sont relatées également par Anderson (1965), Leonhardt (1967), Wartenberg (1968) et vraisemblablement par Vivien (1964 a) qui signale de "nombreuses petites vésicules claires".

Mais, le trait le plus caractéristique est à rapporter aux "vesicle-crowned rodlets" ("synaptic lamellas" de Wolfe, 1965), ou "vesicle-crowned lamellas" d'Arstila (1967), rencontrés dans le corps cellulaire, mais surtout dans les prolongements pinéaloctaires. Ces formations étaient connues chez le Rat et plus récemment Vivien (cité par Vivien et Roels, 1968) signale des "barrettes synaptiques" dans l'épiphyse de la Couleuvre. Wartenberg (1968), Sheridan et Reiter (1968), Collin, les retrouvent respectivement chez le Singe, le Chat et le Hamster. De telles différenciations, équivalentes des "rubans circonscrits par des vésicules" (Sauropsidés : CHAPITRE IV), ne peuvent être confondues avec des rubans synaptiques, à cause de leur localisation somato-somatique. Bien que leur signification reste énigmatique, ces rubans constituent, actuellement, un caractère très intéressant pour la phylogénie des cellules de la lignée sensorielle (Collin, 1968 a).

Enfin, comme cela a pu être récemment démontré chez les Lacertiliens (Collin, 1967-1968; Petit, 1969), les Chéloniens (Lutz et Collin, 1967; Vivien-Roels, 1969), les Oiseaux



(Collin, 1967-1969; Fujie, 1968), le prolongement pinéalocytaire peut s'appliquer contre la membrane basale de la même façon que le pédicule des PRS. La pénétration du pédicule des PR de Sauropsidés dans les espaces périvasculaires n'est établie jusqu'ici que chez Pica (Collin, 1968 a; 1969 c). Une telle situation se retrouve vraisemblablement chez Coturnix, mais nécessite de nouvelles recherches. Chez les Mammifères, la colonisation des espaces périvasculaires par des prolongements pinéalocytaires est bien connue, à la suite des travaux de Wolfe (1965), Arstila (1967), Wartenberg (1968). La polarité vasculaire des prolongements des PR et des pinéalocytes est donc évidente. Vivien (1964 a) l'a démontrée chez la Couleuvre et nos recherches chez la Vipère aspic corroborent ses observations.

Cette comparaison du photorécepteur rudimentaire et du pinéalocyte permet donc, grâce aux études en microscopie électronique, d'établir des caractères communs entre ces deux types cellulaires. Enfin, l'existence de pinéalocytes clairs et sombres, rapportée par plusieurs auteurs (Wartenberg et Gusek, 1965; Arstila, 1967; Leonhardt, 1967; Sheridan et Reiter, 1968), rappelle les photorécepteurs rudimentaires clairs et sombres des Sauropsidés (Collin, 1966-1967). Cependant, la signification physiologique des pinéalocytes et des PR sombres est incertaine.

Enfin, chez les Mammifères, des photorécepteurs rudimentaires (rares ?) ou des cellules intermédiaires entre les PR et les pinéalocytes (= PR-Pi) pourraient être représentés. Ainsi, nous avons toujours été frappé par les électronographies de Wolfe (1965 - fig. 1, 31, 32, 33, 34) qui rappellent, par les "polar process" (avec leurs desmosomes, leurs microtubules, leurs mitochondries), le prolongement apical et l'isthme des photorécepteurs rudimentaires. Au cours de l'étude du Rat (jeunes animaux), il nous a été impossible de retrouver ces particularités intéressantes. Arstila (1967) qui a étudié également cet animal ne semble pas avoir vu de telles cellules. Wolfe (1965) ne décrit pas de cil "gonflé" susceptible de rappeler un segment externe rudimentaire. Ainsi, dans l'état actuel des recherches, nous pouvons envisager que certaines "epiphyseal cells" de Wolfe représentent des formes de transition entre les PR et les pinéalocytes.

De l'ensemble de ces données, et en accord avec nos considérations antérieures (Collin, 1966-1968), une parenté entre le pinéalocyte - Pi - (Ophidiens, Mammifères) et le photorécepteur rudimentaire - PR - (Lacertiliens, Chéloniens, Oiseaux), est évidente. Les études ultérieures permettront de trouver les stades de transition entre ces deux types cellulaires que nous considérons actuellement comme les PR-Pi. Il existe encore, très certainement, des types cellulaires établissant la transition entre les photorécepteurs et les photorécepteurs rudimentaires. A propos de Lacerta, certains aspects morphologiques du segment externe permettent de les suggérer. Néanmoins, nous nous refusons actuellement à tirer des conclusions sur leur valeur fonctionnelle : il est raisonnable d'envisager une gamme de photorécepteurs à potentiel sensoriel plus ou moins développé.

En d'autres termes, le découpage en photorécepteurs, photorécepteurs rudimentaires et pinéalocytes reste schématique.

Ainsi, la régression de la fonction sensorielle s'explique, non par une disparition des éléments photorécepteurs, mais par une rudimentation qualitative graduée, de même que par une autonomie progressive des cellules sensorielles (vis-à-vis de l'innervation sensorielle efférente). Ceci se trouve encore justifié par la régression quantitative (CHAPITRE IV), et peut-être qualitative (?) des cellules ganglionnaires, enfin par la régression synaptique, en relation avec l'absence d'excitations à transmettre à l'innervation sensorielle. La persistance de rares éléments ganglionnaires est en bon accord avec la présence de rares photorécepteurs, chez Lacerta. Enfin, chez les Chéloniens (Vivien, 1964 b; Vivien et Roels, 1968; Ariëns Kappers et Mehring, 1968, communication personnelle), les cellules ganglionnaires sont bien représentées dans la région proximale, sans qu'il soit possible de présumer de leur activité fonctionnelle. Il semble raisonnable d'envisager que, chez certains Reptiles, des cellules ganglionnaires n'ont subi qu'une rudimentation qualitative, mais ce point reste cependant à élucider.

Chez les Oiseaux, certains auteurs (Quay et Renzoni, 1963; Quay, Renzoni et Eakin, 1968) pensent qu'il existe encore des cellules ganglionnaires. Notre propre matériel nous permet aujourd'hui d'en assurer l'existence uniquement chez l'embryon de Canard. Dans l'état actuel de nos recherches, nous sommes très sceptiques en ce qui concerne l'activité du système efférent des Oiseaux.

Enfin, chez certains Mammifères (Ariëns Kappers, 1960, 1965), il n'existe pas actuellement de preuves satisfaisantes de l'innervation sensorielle, fait qui est en excellent accord avec le "remplacement" des photorécepteurs par les pinéaloctes.

D'une façon générale, la régression de l'innervation sensorielle s'effectue bien parallèlement à celle des photorécepteurs.

Ayant passé en revue les rapports des cellules de la lignée sensorielle et ceux de leur innervation, nous proposerons une définition des types cellulaires qui constituent la filiation suivante ou lignée des cellules "sensorielles" :

Photorécepteur - Photorécepteur rudimentaire - Pinéaloctes.

#### Photorécepteurs (P) : (FIG. 12).

Eléments qui présentent des aspects morphologiques voisins de ceux des photorécepteurs des yeux latéraux. Ils se rapprochent davantage des cônes lorsque les rapports des disques du segment externe avec la membrane plasmique sont considérés. Pour le détail des constituants, se reporter ainsi au CHAPITRE III. Les différences morphologiques apparaissent essentiellement au niveau de variations affectant le nombre et la taille des disques, et peut-être le taux et la nature du photopigment. Le pédicule entre en connexion synaptique (type ruban) directement avec les dendrites des cellules ganglionnaires. Les neurones bipolaires rétiniens semblent être absents. Il n'existe actuellement aucune donnée, relative à la nature du photopigment et du neurotransmetteur. Mais, les aspects cytologiques (Anamniotes d'une façon générale) et électrophysiologiques (Poissons et Batraciens) constituent un faisceau d'arguments qui permet de considérer que ce type cellulaire est sensible à l'énergie rayonnante, et apte à transmettre des excitations aux cellules ganglionnaires.

#### Photorécepteurs rudimentaires (PR) : (FIG 12).

Type cellulaire, qui dans les conditions naturelles, présente les caractères d'un photorécepteur par la présence des quatre régions fondamentales : segment externe, segment interne, corps cellulaire, pédicule basal. Il en diffère morphologiquement par la rudimentation bipolaire.

Le segment externe (dérivé du diplosome du segment interne), possédant une structure "ciliaire" (9 + 0), est situé dans la lumière épiphysaire. En forme de massue - généralement -, son hyaloplasme est dépourvu, ou plus ou moins riche en organites (vésicules et tubules, corps denses et multivésiculaires ..) différents des disques. Cependant, la présence (non démontrée) de disques, non porteurs de photopigments, reste à considérer.

Le segment interne, en contact avec la cavité de l'organe, par son prolongement apical, présente la même répartition des organites cellulaires que celle du photorécepteur : centre organisateur, ellipsoïde, myoïde (appareil de Golgi, ergastoplasme), parfois des réserves de glycogène associées au reticulum.

Le corps cellulaire contient le noyau. Le noyau pose le problème du déterminisme de la rudimentation. A-t-il perdu, au cours de la phylogénie, l'information génétique nécessaire à la différenciation du pôle récepteur (segment externe) ou neurotransmetteur (pédicule basal) ? Les recherches expérimentales doivent permettre de s'assurer si une telle information a disparu, ou si le potentiel sensoriel ne peut s'exprimer à cause d'une insuffisance d'énergie rayonnante pouvant - dans certaines conditions - atteindre l'organe.



Le pédicule basal, bien que conservant de façon facultative certaines différenciations "synaptiques" (rubans et vésicules), devient autonome par rapport aux cellules ganglionnaires. En conséquence, il n'est plus apte à transmettre le signal aux dendrites des cellules ganglionnaires. Mais il peut garantir le stockage et la migration des grains de sécrétion, assurer l'excrétion grâce à sa polarité vasculaire.

Les pinéaloctes (Pi) : (FIG. 12).

Le pinéaloct (à "cil" facultatif ?) est réduit à un corps cellulaire qui émet des prolongements pinéaloctaires (pinéaloctes unipolaires ou multipolaires). Le corps cellulaire contient le noyau, et le cytoplasme renferme les mêmes organites cellulaires que ceux du corps cellulaire et du segment interne des PR (centre organisateur, chondriome, ergastoplasme, appareil de Golgi, lysosomes, inclusions lipidiques ..). La répartition des organites, en ellipsoïde et myoïde, s'efface. Le "pérıkaryon" des pinéaloctes semble bien représenter l'intégration du segment interne dans le corps cellulaire d'un PR. Les prolongements pinéaloctaires présentent les mêmes caractères morphologiques que ceux des pédicules des PR, et très vraisemblablement les mêmes propriétés fonctionnelles.

Mais il existe certainement des formes de transition, entre les photorécepteurs rudimentaires et les pinéaloctes, qui constituent les PR-Pi (Fig. 12) : certaines électrographies de Wolfe (1965) sont, à ce sujet, suggestives.

L'étude ultrafine des PR et des Pi laisse à penser que la fonction photoréceptrice, au sens conventionnel, des PR et des Pi (et aussi des PR-Pi) a disparu.

La figure 13 permet de dresser un bilan actuel des connaissances sur les cellules de la lignée sensorielle. Pour l'établir, nous nous sommes inspiré de nos propres résultats et de ceux d'autres auteurs (références dans les différents CHAPITRES). Ce tableau montre que les photorécepteurs sont bien représentés chez les Anamniotes. Chez les Sauropsidés, ils persistent encore (comme chez les Lacertiliens), mais la majorité des cellules "sensorielles" est constituée par des photorécepteurs rudimentaires (Chéloniens, Lacertiliens, Oiseaux). Jusqu'ici, les Ophidiens et les Mammifères n'ont permis de relater que des pinéaloctes.

Si ce tableau fait bien apparaître la phylogénie des cellules de la lignée sensorielle, il demeure imparfait, en ce sens qu'il ne permet pas de mettre en évidence (exception faite pour les Lacertiliens) la pluralité des cellules "sensorielles" dans un même groupe et, en conséquence, les modalités de détail de la rudimentation graduée de ces mêmes cellules.

C'est la raison pour laquelle nous avons dressé, à la figure 14, un tableau de la phylogénie possible des cellules de la lignée sensorielle. Le fond "grisailé", limité par un trait gras, représente l'extension et l'extinction des photorécepteurs dans les différents phylums. Les photorécepteurs (Fig. 14-1-) constituent l'apanage des Anamniotes (Petromyzontoides, Poissons, Amphibiens). Leur extinction apparaît avec les Sauropsidés. Cependant, ils sont encore présents chez les Lacertiliens (Fig. 14 - 1 -). Leur subsistance reste possible chez les Chéloniens (Fig. 14 - 1 ? -) mais est incertaine chez les Oiseaux (Fig. 14 - 1 ? -).

Le fond "en pointillé" indique la mise en place possible (Anamniotes) et l'expansion (Sauropsidés) des photorécepteurs rudimentaires dans les différents phylums. Les photorécepteurs rudimentaires prédominent chez les Chéloniens (Fig. 14 - 2 -), les Lacertiliens (Fig. 14 - 2 -), les Oiseaux (Fig. 14 - 2 -), mais leur existence - chez l'embryon ou l'adulte - doit être envisagée chez les Ophidiens (Fig. 14 - 2 ? -) et les Mammifères (Fig. 14 - 2 ? -). Leur éventuelle existence chez des Anamniotes, comme les Poissons (Fig. 14 - 2 ? -) et les Amphibiens (Fig. 14 - 2 ? -), mérite d'être considérée.

Enfin, les pinéaloctes caractérisent les Ophidiens (Fig. 14 - 3 -) et les Mammifères (Fig. 14 - 3 -), mais leur présence chez les Chéloniens (Fig. 14 - 3 ? -) les Lacertiliens (Fig. 14 - 3 ? -) et les Oiseaux (Fig. 14 - 3 ? -) est possible.



FIGURE 12.

LES CELLULES DE LA SERIE SENSORIELLE DE L'ORGANE PINEAL DES VERTEBRES.

- Le schéma indique la transformation graduée des photorécepteurs (P) en photorécepteurs rudimentaires (PR), puis en pinéalocytes (PI). Les "PR-PI" représentent des stades de transition possibles entre les photorécepteurs rudimentaires et les pinéalocytes.

- Le photorécepteur (P), avec ses quatre constituants fondamentaux (Se : segment externe; Si : segment interne; Cc : corps cellulaire; Pe : pédicule synaptique), est en connexion synaptique (Rs) avec la cellule ganglionnaire (Cg).

- Le photorécepteur rudimentaire subit la régression aux pôles photorécepteur (Se) et neurotransmetteur ou pédicule asynaptique (Pe). Le pédicule asynaptique repose sur la membrane basale (Mb), ou traverse cette limitane (comme chez Pica). - Il présente une polarité vasculaire. Remarquer encore la présence de rubans circonscrits par des vésicules (Rcv) et l'autonomie des photorécepteurs rudimentaires vis-à-vis des cellules ganglionnaires.

- Le pinéalocyte possède un corps cellulaire (Cc) bien développé, dû à l'intégration du hyaloplasme et des organites cellulaires du segment interne. La polarité des organites cellulaires s'efface. Le (s) pédicule (s) (Pe) présente (nt) des rubans circonscrits par des vésicules, une polarité vasculaire et une autonomie vis-à-vis des cellules ganglionnaires.

Ca : capillaire; El : ellipsoïde; Er : ergastoplasme; G : appareil de Golgi; Mb : membrane basale; N : noyau; Pap : prolongement apical; Rs : ruban synaptique.

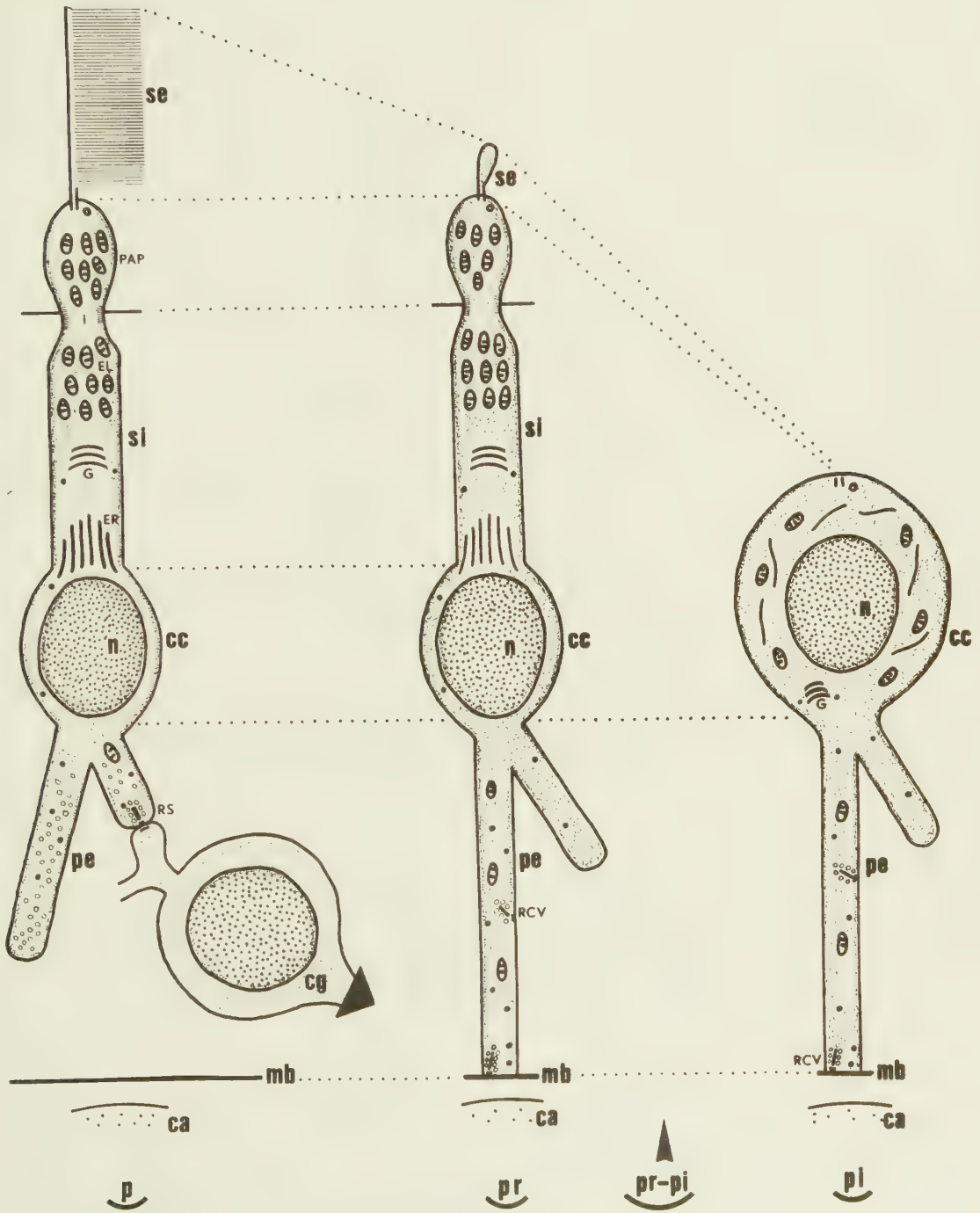
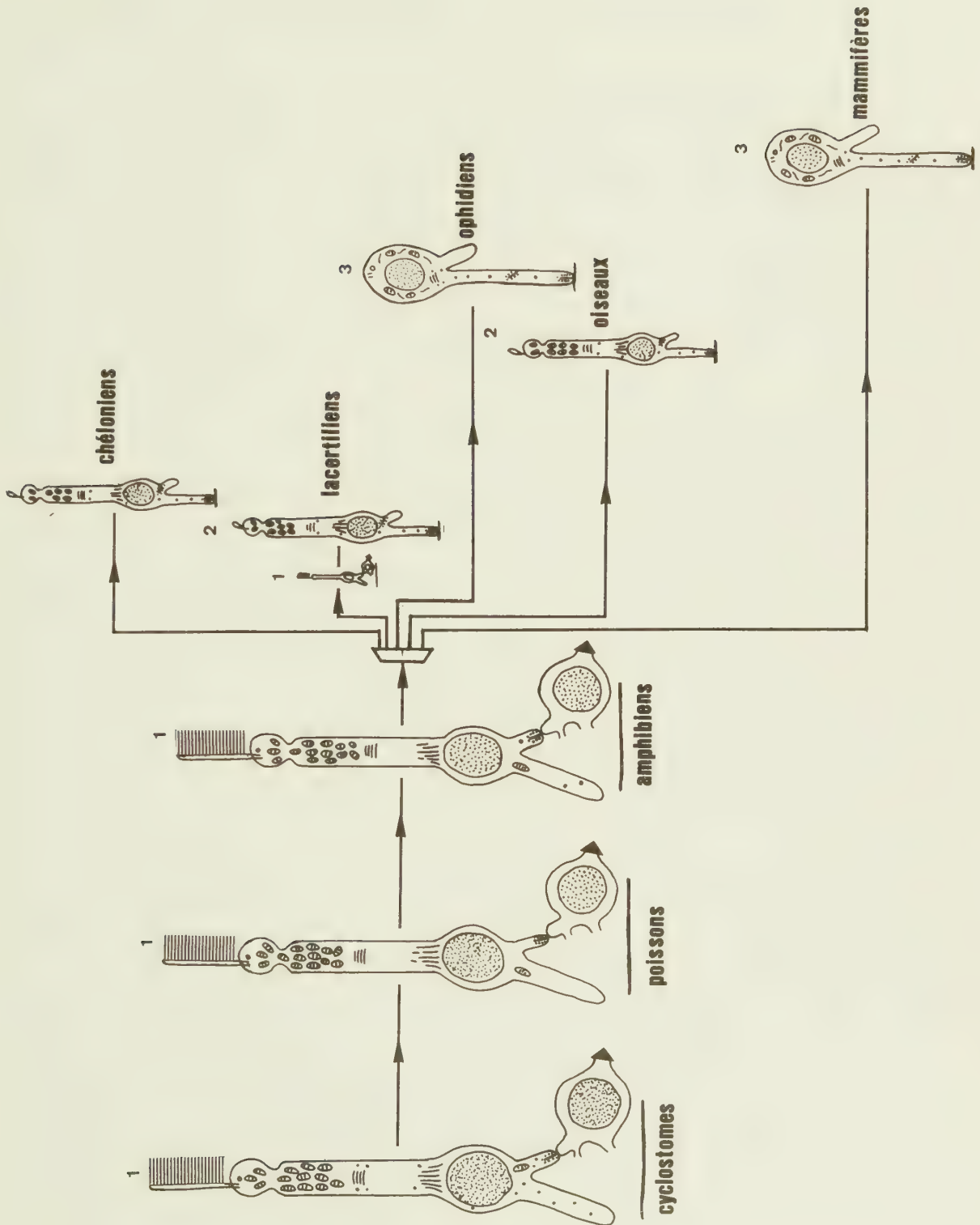


FIGURE 13.

PHYLOGENIE DES CELLULES DE LA SERIE SENSORIELLE DANS L'ORGANE PINEAL  
DES VERTEBRES, D'APRES LES RESULTATS ACTUELS.

Les photorécepteurs (1), les photorécepteurs rudimentaires (2) et les pinéalocytes (3) - voir Figure 14, tableau en haut, à droite - dans les groupes où ils sont connus, permettent d'établir l'orthogénèse régressive des cellules de type sensoriel chez les Vertébrés et la pluralité chez les Lacertiliens. Se reporter au texte pour les résultats, acquis par d'autres auteurs, concernant les Poissons, les Batraciens, les Ophidiens et les Mammifères.







Les flèches "à rebours" attestent la disparition de l'organe pinéal chez certaines espèces (voir INTRODUCTION). Les Crocodiliens dépourvus d'organe pinéal et les Rhyncocéphales (inconnus) n'ont pas été figurés.

Après l'étude des mécanismes de la régression sensorielle, en rapport avec la phylogénie de l'organe pinéal, nous avons abordé le problème de l'activité sécrétoire. Il s'agit de savoir si l'organe pinéal, sensoriel chez les Anamniotes, devient glandulaire chez les Amniotes, ou bien si l'organe sensoriel et glandulaire des Anamniotes perd progressivement sa fonction sensorielle, pour devenir exclusivement glandulaire chez des Reptiles (comme les Ophidiens), les Oiseaux et les Mammifères. En fait, il nous semble que la seconde condition soit réalisée.

Il existe actuellement un faisceau de preuves anatomiques, cytologiques, biochimiques et physiologiques qui permet de considérer l'organe pinéal des Mammifères comme une glande : la glande pinéale. Cependant, nous avons vu que la responsabilité des principes actifs fait l'objet de nombreuses controverses. Le (ou les ?) type (s) cellulaire (s) responsable (s) de la synthèse des substances actives est (sont) mal connu (s). Les données cytochimiques sont encore insuffisantes.

Aucune étude ne rend compte, actuellement, de façon satisfaisante, d'une activité sécrétoire des cellules "interstitielles" de type épendymaire. Par contre, certains critères sont en faveur d'une telle activité, au niveau des cellules de la série sensorielle.

Chez Lampetra planeri, la genèse de grains denses dans l'appareil de Golgi des photorécepteurs est établie. Mais la nature de ces grains (qui émigrent dans les pédicules synaptiques) reste actuellement hypothétique. L'hypothèse ne pourra être levée que si les renseignements, sur les composés indoliques des Anamniotes se précisent, et lorsque la cytochimie ultrastructurale sera dotée de techniques spécifiques. Aujourd'hui, la radioautographie peut permettre d'approcher le problème de l'identification des composés indoliques, mais ne peut prétendre satisfaire à la mise en évidence d'un dérivé précis, comme la mélatonine. Une activité sécrétoire au niveau d'une cellule sensorielle (Collin, 1968 a) est en bon accord avec les résultats radioautographiques de Young et Droz (1968), établissant une activité de synthèse et de sécrétion dans le myoïde des photorécepteurs (yeux de Grenouille). Enfin, l'intégration de précurseurs radioactifs de la mélatonine (Charlton, 1966), ou la démonstration de l'hydroxyindole-O-méthyltransférase (Quay, 1965 b) dans l'organe pinéal d'Anamniotes, laissent bien supposer une activité neurohormonale, qui pourrait (?) se situer au niveau des cellules de la série sensorielle. Ce n'est peut-être pas par hasard que la sérotonine (précurseur de la mélatonine) se trouve stockée dans les photorécepteurs rudimentaires de Lacerta (Collin, 1967 c, 1968 c).

Les processus sécrétoires - que nous proposons depuis 1966 - s'opposent aux données antérieures. Ils reçoivent actuellement l'acquiescement d'autres auteurs. Sur le plan cytologique, les mécanismes sont identiques pour les photorécepteurs de Lampetra et les photorécepteurs rudimentaires des Lacertiliens et des Oiseaux. Vivien et Roels (1967, 1968), Vivien-Roels (1969), Ariëns Kappers et coll. (communication personnelle) ont démontré pour les Chéloniens des processus semblables. La nature apocrine des phénomènes sécrétoires ne reçoit aucune preuve pour l'ensemble de ce matériel. Les grains de sécrétion dérivent de l'appareil de Golgi des PR et émigrent dans les pédicules asynaptiques qui montrent des contacts nets avec les espaces périvasculaires et, en conséquence, une polarité vasculaire. Les capillaires présentent un aspect fenêtré et pinocytaire. Mais, dans l'état actuel de ces recherches, il est impossible d'admettre que les grains soient de nature identique pour tous les animaux étudiés. Selon les genres, il existe des variations dans la quantité et dans la taille des grains. De tous les genres examinés, Lacerta se distingue par la taille beaucoup plus élevée et par un stockage bien plus important des grains. Les techniques cytochimiques sur les dérivés indoliques sont actuellement limitées à la mise en évidence de la sérotonine (Technique de Falck et Hillarp). Pour la première fois, chez un Vertébré les preuves de la localisation



FIGURE 14.

PHYLOGENIE ET PLURALITE POSSIBLES DES CELLULES DE LA SERIE SENSORIELLE.

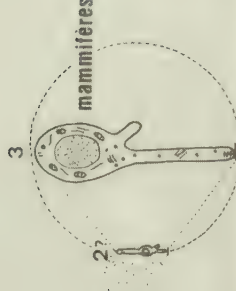
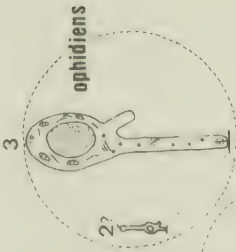
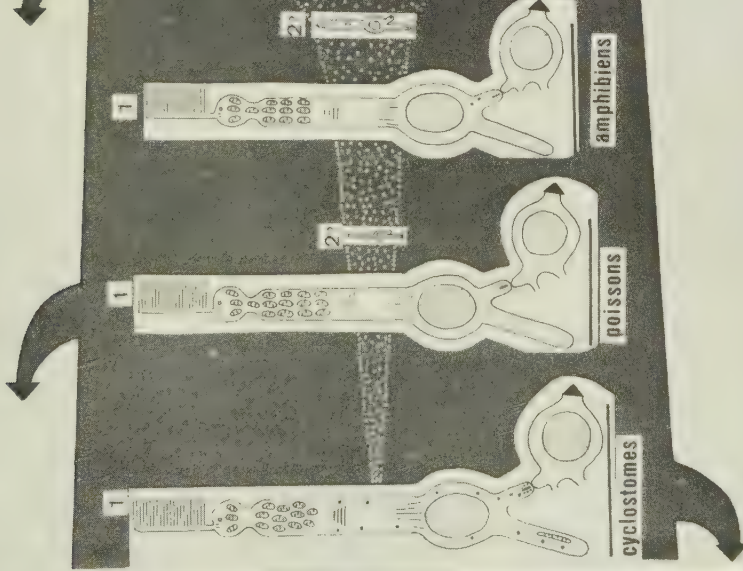
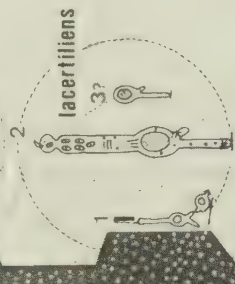
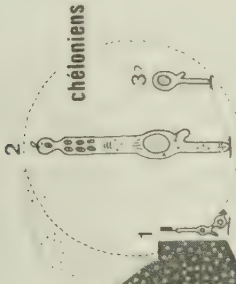
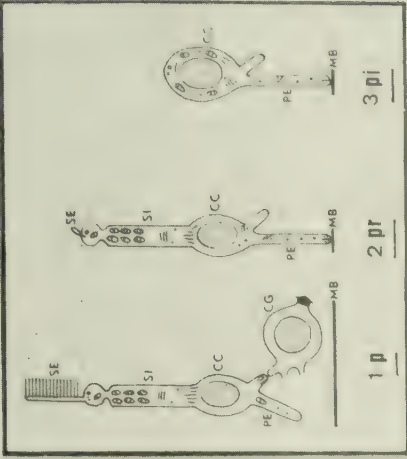
Dans le tableau (en haut, à droite), les trois types cellulaires actuellement connus sont figurés (1 : p. photorécepteur; 2 : pr. photorécepteur rudimentaire; 3 : pi. pinéalocyte).

Les photorécepteurs (1) représentent l'apanage des Anamniotes (Cyclostomes, Poissons, Amphibiens). Leur extinction apparaît avec les Sauropsidés. Cependant, ils sont encore présents chez les Lacertiliens (1). Leur subsistance reste tout à fait possible chez les Chéloniens (1 ?) mais est incertaine chez les Oiseaux (1 ?).

Les photorécepteurs rudimentaires prédominent chez les Chéloniens (2), les Lacertiliens (2) et les Oiseaux (2), mais leur existence chez l'embryon ou l'adulte doit être envisagée chez les Ophiidiens (2 ?) et les Mammifères (2 ?). Leur éventuelle représentation chez les Anamniotes, comme les Poissons (2 ?) et les Amphibiens (2 ?), mérite d'être considérée.

Les pinéalocytes caractérisent les Ophiidiens (3) et les Mammifères (3), mais il faut supposer leur présence chez les Chéloniens (3 ?), les Lacertiliens (3 ?) et les Oiseaux (3 ?)

Le fond grisailé limité par un trait gras évoque l'extension et l'extinction des photorécepteurs dans les différents phylums. Le fond en pointillé indique la mise en place possible (Anamniotes) et l'expansion (Sauropsidés) des photorécepteurs rudimentaires dans les différents phylums. Les flèches à rebours attestent la disparition de l'organe pinéal chez certaines espèces (voir introduction). Les Crocodiliens dépourvus d'organe pinéal et les Rhyncocéphales (inconnus) n'ont pas été figurés.







cellulaire de la sérotonine sont apportées chez Lacerta : la 5-HT est stockée dans les photorécepteurs rudimentaires sécrétoires. De plus, il existe une fidèle corrélation entre les zones de stockage des grains (en microscopie électronique) et les réactions histochimiques. Nous sommes alors conduit à suggérer que les grains de sécrétion contiennent la sérotonine (voir aussi Collin, 1967 d, 1968 c; Collin et Ariëns Kappers, 1968). Cependant, la réserpine responsable d'une disparition de la 5-HT (Technique de Falck et Hillarp) ne provoque pas une déplétion complète du contenu dense des grains de sécrétion. Dans le cas, où les grains de sécrétion retiennent bien la 5-HT, ils renferment très certainement encore une substance protéique, à laquelle pourrait être, plus ou moins liée, la 5-HT. L'injection de précurseurs radioactifs de la sérotonine (Collin, en préparation) devrait permettre, chez Lacerta, de trouver les sites de synthèse et préciser les sites de stockage de la sérotonine. Par la technique de Falck et Hillarp, les genres Lampetra, Anguis, Tarentola, Pica n'ont pas encore permis d'identifier la sérotonine. Son existence n'est, cependant, pas pour autant mise en doute, car différents facteurs - comme le nyctémère - devront être systématiquement pris en considération. Depuis les recherches de Vivien (1964 a, 1965), une activité sécrétoire a été identifiée au niveau des pinéaloctes de l'Ophidien Tropidonotus. La genèse des grains de sécrétion, à partir de l'appareil de Golgi, est suivie d'une migration dans les prolongements pinéaloctaires, à polarité vasculaire. De plus, Vivien (1965) enregistre des signes de stimulation, à la suite d'injections d'extraits gonadotropes d'origine chorionique. De tels processus existent dans les pinéaloctes de la Vipère aspic et sont décelés chez certains Mammifères (voir antérieurement). Mais la nature de ces sécrétions reste encore indéterminée. Il faudra donc s'assurer s'il existe un rapport entre les monoamines indoliques et de tels grains de sécrétion.

Ainsi, l'étude des cellules de la lignée sensorielle permet d'apporter des preuves cytologiques et histochimiques d'une activité sécrétoire. Mais c'est seulement chez Lacerta que la sérotonine a été localisée au niveau d'un type cellulaire particulier. Cet attribut de Lacerta ne peut être généralisé à toutes les cellules de la lignée sensorielle. Néanmoins, à titre d'hypothèse (qui va permettre d'aiguiller nos investigations ultérieures) nous pensons que les cellules de la série sensorielle sont engagées dans la synthèse et le stockage de principes actifs, comme les dérivés indoliques. Dans cette optique, il demeure possible que de telles cellules soient primordiales pour la fonction sécrétoire de l'organe pinéal. Les autres types cellulaires (cellules "interstitielles" de type épendymaire ou gliales, innervation efférente sensorielle lorsqu'elle est toujours présente) sont ou pourraient être "au service" des photorécepteurs, des photorécepteurs rudimentaires et des pinéaloctes. Ou bien encore, des constituants nerveux (comme l'innervation afférente de type sympathique) pourraient, dans certains cas, contrôler l'activité épiphysaire.

Malgré cette expectative, il ne paraît pas impossible que la fameuse transformation morphologique, cytologique et fonctionnelle de l'organe pinéal, soit à considérer plus dans le sens d'une perte graduée de l'énigmatique fonction sensorielle que dans la transformation d'un organe sensoriel en organe glandulaire.

A la suite des recherches d'Ariëns Kappers (1960, 1965), seul le système orthosympathique semble avoir chez les Mammifères une signification fonctionnelle : il contrôle la biosynthèse des dérivés indoliques et certaines synthèses enzymatiques de la glande pinéale. C'est, actuellement, une nécessité que d'apporter les preuves de la présence d'un système de contrôle chez les autres Vertébrés. Il existe vraisemblablement une phylogénie du système de contrôle qui pourrait avoir des rapports étroits avec celle de l'appareil sensoriel. Chez Lampetra planeri, nous ne disposons pas encore de justifications satisfaisantes. Quelques prolongements cellulaires, à vésicules claires et denses, des espaces périvasculaires ne peuvent être garantis définitivement, comme appartenant à un système afférent de type autonome. La technique de Falck et Hillarp ne permet pas encore d'assurer leur nature monoaminergique. Il faut alors se demander si l'activité sécrétoire n'est pas sous le contrôle direct de l'énergie rayonnante (en relation avec l'appareil sensoriel bien différencié) alors que, chez les

Mammifères, elle est sous la dépendance des yeux latéraux et du système orthosympathique (en rapport avec la "disparition" de l'appareil sensoriel). Par contre, chez des Reptiles et des Oiseaux nous avons établi l'existence de fibres dont les terminaisons présentent les caractères ultrastructuraux et histochimiques (Technique de Falck et Hillarp) déjà rencontrés dans les fibres orthosympathiques monoaminergiques des Mammifères. Ces fibres afférentes, pour lesquelles l'emplacement des périkaryons reste encore hypothétique, sont essentiellement localisées dans les espaces périvasculaires, et plus rarement dans l'épithélium épiphysaire et la lumière de l'organe. Si, à l'image des Mammifères, les "transmetteurs" monoaminergiques de ces fibres contrôlent certains mécanismes physiologiques, il faut attendre cependant les recherches biochimiques combinées aux études expérimentales pour pouvoir définitivement se prononcer.

En résumé, les investigations cytophysiologiques actuelles sur l'organe pinéal des Vertébrés éclairent peu à peu les véritables corrélations existant entre l'organisation de ses types cellulaires et leur fonction intrinsèque, dans les conditions naturelles. La notion d'une lignée des cellules de type "sensoriel" ne présente pas qu'un intérêt pour l'évolution. Elle permet d'interpréter la perte de la fonction sensorielle et fournira vraisemblablement des orientations à la physiologie glandulaire de l'organe pinéal.

En relation avec la phylogénie extraordinaire de l'épiphyse, certains problèmes restent obscurs. Mais, les résultats, accumulés actuellement et ceux de demain, permettront sans aucun doute d'aborder dans de bonnes conditions, les recherches relatives aux modifications des caractères cellulaires par l'intermédiaire des variations physiologiques expérimentales.

BIBLIOGRAPHIE.

- ANDERSON E. (1965). - The anatomy of bovine and ovine pineals. Light and electron microscopic studies. J. Ultrastruct. Res., Suppl. 8, p. 1-80.
- ANDRE J. (1962). - Contribution à la connaissance du chondriome. Etude de ses modifications ultra-structurales pendant la spermatogénèse. J. Ultrastruct. Res., Suppl. 3, p. 1-185
- ARSTILA A.U. (1967). - Electron microscopic studies on the structure and histochemistry of the pineal gland of the rat. Neuroendocrinology, 2, Suppl., p. 1-101.
- ARVY L. (1966). - La glande pinéale, centre régulateur des amines biogènes. Ann. Biol., 5, p. 565-594.
- AXELROD J., QUAY W.B. and BAKER P.C. (1965). - Enzymatic synthesis of the skin-lightening agent, melatonin, in Amphibians. Nature, 208, p. 386.
- AXELROD J. and WEISSBACH H. (1960). - Enzymatic-O-methylation of N-acetylserotonin to melatonin. Science, 138, p. 1312.
- AXELROD J. and WEISSBACH H. (1961). - Purification and properties of hydroxyindole-O-methyltransferase. J. Biol. Chem., 236, p. 211-213.
- AXELROD J., WURTMAN R.J. and WINGET C.M. (1964). - Melatonin synthesis in the hen pineal gland and its control by light. Nature, 201, p. 1134.
- BAGNARA J.T. (1960). - Pineal regulation of the body lightening reaction in amphibian larvae. Science, 132, p. 1481-1483.
- BAGNARA J.T. (1961). - Onset of pineal and hypophyseal regulation of melanophores in Xenopus. Amer. Zool., I, p. 339-340.
- BAGNARA J.T. (1963). - The pineal and the body lightening reaction of larval amphibians. Gen. comp. Endocrinol., 3, p. 86-100.
- BAGNARA J.T. (1965). - Pineal regulation of body blanching in amphibian larvae. Prog. Brain Res., 10, p. 489-504.
- BARETS A. et SZABO T. (1962). - Appareil synaptique des cellules sensorielles de l'ampoule de Lorenzini chez la Torpille, Torpedo marmorata. J. Microscopie, I, p. 47-54.
- BARGMANN W. (1943). - Die Epiphysis cerebri. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, VI/4, Berlin, Springer.
- BARKA T. and ANDERSON P.J. (1965). - Histochemistry. Theory, practice and bibliography. Hoeber Medical Division, Harper and Row, Pub., Inc., New-York, Evanston, London



- BASCHIERI L., DE LUCA F., CRAMASSORA L., DE MARTINO C., OLIVIERO A. and NEGRI M. (1963). - Modifications of thyroid activity by melatonin. Experientia, 10, p. 15-17.
- BAUCHAU A.G. (1968). - La sérotonine dans le règne animal. Rev. Quest. Sci., 139, p. 379-399.
- BAYEUL J.J. (1966). - Etude morphologique et biométrique de quelques populations d'Ammocètes de Lamproies. D. E. S. Fac. Sciences, Clermont-Fd., p. 1-49.
- BEAULATON J. (1964). - Sur l'accumulation intramitochondriale de glycogène dans la glande prothoracique du ver à soie du chêne Antheraea pernyi Guer. pendant les quatrième et cinquième stades larvaires. C. R. Acad. Sc. (Paris), 258, p. 4139-4141.
- BERGER E.R. (1966). - On the mitochondrial origin of oil drops in the retinal double cone inner segments. J. Ultrastruct. Res., 14, p. 143-157.
- BERTHOLD C.H. (1966). - Ultrastructural appearance of glycogen in the B-neurons of the lumbar spinal ganglia of the frog. J. Ultrastruct. Res., 14, p. 254-267.
- BERTLER A., FALCK B. and OWMAN Chr. (1963). - Cellular localization of 5-hydroxytryptamine in the rat pineal gland. Kungl. Fysiografiska Sällskapets Lund Förhandl., 33, p. 13-16.
- BERTLER Å., FALCK B. and OWMAN Chr. (1964). - Studies on 5-hydroxytryptamine stores in pineal gland of rat. Acta Physiol. Scand., 63, suppl. 239, p. 1-18.
- BERTOLINI B. e MANGIA F. (1966). - Osservazioni sulla ultrastruttura dell'occhio pineale della lampreda. Rend. Acc. Naz. Lincei., 41, p. 147-153.
- BEST A.C.G. and NICOL J.A.C. (1967). - Reflecting cells of the elasmobranch tapetum lucidum. Contrib. Mar. Science, IV, p. 172-201.
- BISCHOFF M.B. (1967). - Ultrastructural evidence for secretory and photoreceptor function in the avian pineal organ. J. Cell Biol., 35, 13 A.
- BISCHOFF M.B. (1969). - Photoreceptor and secretory structures in the avian pineal organ. J. Ultrastruct. Res., 28, p. 16-26.
- BISCHOFF M.B. and RICHTER W.R. (1966). - Some ultrastructural features of the pineal organ in japanese quail (Coturnix coturnix japonica). Sixth International Congress for Electron Microscopy, Kyoto, Maruzen Co. (Ed.), p. 523-524.
- BONDAREFF W. (1965 a). - Submicroscopic morphology of granular vesicles in sympathetic nerves of rat pineal body. Z. Zellforsch., 67, p. 211-218.
- BONDAREFF W. (1965 b). - Electron microscope study of the pineal body in aged rats. J. Geront., 20, p. 321-327.
- BONDAREFF W. and GORDON B. (1966). - Submicroscopic localization of norepinephrine in sympathetic nerves of the rat pineal. J. Pharmacol. exp. Therap., 153, p. 42-47.
- BREUCKER H. und HORSTMANN E. (1965). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Pinealorgan der Regenbogenforelle (Salmo irideus). Prog. Brain Res., 10, p. 259-269.
- BRODIE B.B., PLETSCHER A. and SHORE P.A. (1956). - Possible role of serotonin in brain function and in reserpine action. J. Pharmacol. exp. Ther., 116, p. 9.

- CARASSO N. (1957). - Etude au microscope électronique des synapses des cellules visuelles chez le têtard d'Alytes obstetricans. C. R. Acad. Sc. (Paris), 245, p. 216-219.
- CARASSO N. (1960). - Rôle de l'ergastoplasme dans l'élaboration du glycogène au cours de la formation du paraboloïde dans les cellules visuelles. C. R. Acad. Sc. (Paris), 250, p. 600-602.
- CARLSSON A., ROSENGREN E., BERTLER A. and NILSSON J. (1957). - Effect of reserpine on the metabolism of catecholamines. Psychotropic Drugs, S. Garattini and V. Ghetti, Ed. Amsterdam, Elsevier., p. 363-372.
- CAULFIELD J.B. (1957). - Effects of varying the vehicle for OsO<sub>4</sub> in tissue fixation. J. Biophys. Biochem. Cytol., 3, p. 827-830.
- CHARLTON H.M. (1964). - Uptake of labelled precursors of melatonin by the epiphysis of Xenopus laevis. Nature, 204, p. 1093-1094.
- CHARLTON H.M. (1966). - The uptake of C<sup>14</sup> 5-hydroxytryptamine creatinine sulphate and C<sup>14</sup> 5-methyl-methionine by the epiphysis of Xenopus laevis Daudin. Comp. Biochem. Physiol. 17, p. 777-784.
- CLEMENTI F., FRASCHINI F., MÜLLER E. and ZANOBONI A. (1965). - The pineal gland and the control of electrolyte balance and of gonadotropic secretion : functional and morphological observations. Prog. Brain Res., 10, p. 585-603.
- COHEN A.I. (1967). - Ultrastructural aspects of the human optic nerve. Invest. Ophth., 6, p. 294-308.
- COLLIN J.P. (1966 a). - Contribution à l'étude des follicules de l'épiphyse embryonnaire d'Oiseau. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 262, p. 2263-2266.
- COLLIN J.P. (1966 b). - Etude préliminaire des photorécepteurs rudimentaires de l'épiphyse de Pica pica L. pendant la vie embryonnaire et postembryonnaire. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 263, p. 660-663.
- COLLIN J.P. (1966 c). - Sur l'évolution des photorécepteurs rudimentaires épiphysaires chez la Pie (Pica pica L.). C. R. Soc. Biol., 160, p. 1876-1880.
- COLLIN J.P. (1967 a). - Structure, nature sécrétoire, dégénérescence partielle des photorécepteurs rudimentaires épiphysaires chez Lacerta viridis (Laurenti). C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 264, p. 647-650.
- COLLIN J.P. (1967 b). - Le photorécepteur rudimentaire de l'épiphyse d'Oiseau : le prolongement basal chez le Passereau Pica pica L. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 265, p. 48-51.
- COLLIN J.P. (1967 c). - Nouvelles remarques sur l'épiphyse de quelques Lacertiliens et Oiseaux. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 265, p. 1725-1728.
- COLLIN J.P. (1967 d). - Recherches préliminaires sur les propriétés histochimiques de l'épiphyse de quelques Lacertiliens. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 265, p. 1827-1830

- COLLIN J. P. (1968 a). - Rubans circonscrits par des vésicules dans les photorécepteurs rudimentaires épiphysaires de l'Oiseau : Vanellus vanellus (L.) et nouvelles considérations phylogénétiques relatives aux pinéaloctes (ou cellules principales) des Mammifères. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 267, p. 758-761.
- COLLIN J. P. (1968 b). - Pluralité des "photorécepteurs" dans l'épiphyse de Lacerta. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 267, p. 1047-1050.
- COLLIN J. P. (1968 c). - L'épiphyse des Lacertiliens : relations entre les données microélectroniques et celles de l'histoehimie (en fluorescence U. V.) pour la détection des indole - et catécholamines. C. R. Soc. Biol., 162, p. 1785-1789.
- COLLIN J. P. (1968 d). - L'épithélium sensoriel de l'organe pinéal de la larve âgée et de l'adulte de Lampetra planeri. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 267, p. 1768-1771.
- COLLIN J. P. (1969 a). - La cupule sensorielle de l'organe pinéal de la Lamproie de Planer. L'ultrastructure des cellules sensorielles et ses implications fonctionnelles. Arch. Anat. micr. et Morph. expér., (sous presse).
- COLLIN J. P. (1969 b). - Cellules ganglionnaires et tractus de l'organe pinéal de Lampetra planeri. J. Neuro. Rel., (sous presse).
- COLLIN J. P. (1969 c). - Distinction et rapports entre les pédicules basaux des photorécepteurs rudimentaires sécrétoires (= P. R. S.) et les afférences nerveuses monoaminergiques de l'épiphyse d'Oiseau. Recherches chez le poussin de Passereau (Pica pica L.). C. R. Soc. Biol., (sous presse).
- COLLIN J. P. and ARIENS KAPPERS J. (1968). - Electron microscopic study of pineal innervation in Lacertilians. Prog. Brain Res., 11, p. 85-106.
- COLLIN J. P. et MEINIEL A. (1968 a). - Les synapses de l'organe pinéal de l'Ammocète. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 266, p. 1293-1295.
- COLLIN J. P. et MEINIEL A. (1968 b). - Contribution à la connaissance des structures synaptiques du type ruban dans l'organe pinéal des Vertébrés. Etude particulière en microscopie électronique des connexions de l'innervation efférente chez l'Ammocète de Lamproie de Planer. Arch. Anat. micr. et Morph. expér., 57, p. 275-296.
- COMBESCOT Ch. et DEMARET J. (1963). - Histophysiologie de l'épiphyse chez la Tortue d'eau Emys leprosa (Schw.). Ann. Endocrinol., 24, p. 204-214.
- CORRODI H. and JONSSON G. (1967). - The formaldehyde fluorescence method for the histochemical demonstration of biogenic monoamines. J. Histochem. Cytochem., 15, p. 65-78.
- COUTEAUX R. (1961). - Principaux critères morphologiques et cytoehimiques utilisables aujourd'hui pour définir les différents types de synapses. In "Actualités neurophysiol." 3e. série (Paris, Masson Ed.), p. 145-173.
- DE DUVE C. and WATTIAUX R. (1966). - Functions of lysosomes. Ann. Rev. Physiol., 28, p. 435-492.
- DE LA MOTTE I. (1964). - Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Lichtempfindlichkeit geblendeter Fische. Z. vergl. Physiol., 49, p. 58-90.



- DENDY A. (1907). - On the parietal sense-organs and associated structures in the New-Zealand lamprey (Geotria australis). Quart. J. Micr. Sc., 51, p. 1-29.
- DE RIBAUPIERRE F. (1968). - Localisation, synthèse et utilisation du glycogène dans le ganglion sympathique cervical du rat. Brain Res., 11, p. 42-64.
- DE ROBERTIS E. (1956). - Morphogenesis of retinal rods. J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2, p. 209-218.
- DE ROBERTIS E. (1964). - Synapses of the retina. Histophysiology of synapses and neurosecretion, Pergamon Press, p. 106-121.
- DE ROBERTIS E. and FRANCHI C.M. (1956). - Electron microscope observations on synaptic vesicles in synapses of the retinal rods and cones. J. Biophysic. and Biochem. Cytol., 2, p. 307-318.
- DE ROBERTIS E. and PELLEGRINO DE IRALDI A. (1961). - Plurivesicular processes nerve endings in the pineal gland of the rat. J. Biophys. Biochem. Cytol., 10, p. 361-372.
- DODT E. (1963). - Photosensitivity of the pineal organ in the teleost, *Salmo irideus* (Gibbons). Experientia, 19, p. 642.
- DODT E. (1964 a). - Aktivierung markhaltiger und markloser Fasern im Pinealnerven bei Belichtung des Stirnorgans. Prog. Brain Res., 5, p. 201-205.
- DODT E. (1964 b). - Zur Geschichte des dritten Wirbeltierauges. Mitt. Max-Planck-Gesell., H. 1-2, p. 64-73.
- DODT E. (1966). - Vergleichende Physiologie der lichtempfindlichen Wirbeltier-Epiphyse. Nova Acta Leopold., 177, p. 219-235.
- DODT E. and HEERD E. (1962). - Mode of action of pineal nerve fibres in frogs. J. Neurophysiol. 25, p. 405-429.
- DODT E. and JACOBSON M. (1963). - Photosensitivity of a localized region of the frog diencephalon. J. Neurophysiol., 26, p. 752-758.
- DODT E. and MORITA Y. (1964). - Purkinje-Verschiebung, absolute Schwelle und adaptatives Verhalten einzelner Elemente der intrakranialen Anuren-Epiphyse. Vision Res., 4, p. 413-421.
- DROZ B. (1965). - Fate of newly synthesized proteins in neurons. The use of radioautography in investigating protein synthesis (éd. par K. Warren and C.P. Leblond). Acad. Press, ed. New-York, p. 159-175.
- DROZ B. (1967). - Synthèse et transfert des protéines cellulaires dans les neurones ganglionnaires. Etude radioautographique quantitative en microscopie électronique. J. Microscopie, 6, p. 201-228.
- DROZ B. and LEBLOND C.P. (1962). - Migration of proteins along the axons of the sciatic nerve. Science, 137, p. 1047-1048.

- DROZ B. et LEBLOND C.P. (1964). - Etat dynamique des protéines de l'axone. Bull. Ass. Anat., 121, p. 106-114.
- EAKIN R.M. (1961). - Photoreceptors in the amphibian frontal organ. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) 47, p. 1084-1088.
- EAKIN R.M. (1962). - Lines of evolution of photoreceptors. J. Gen. Physiol., 46, p. 357 A-367 A.
- EAKIN R.M. (1963). - Lines of evolution of photoreceptors. General physiology of cell specialization, D. Mazia et A. Tyler ed. New-York, p. 398-425.
- EAKIN R.M. (1964 a). - The effect of vitamin A deficiency on photoreceptors in the lizard Sceloporus occidentalis. Vision Res., 4, p. 17-22.
- EAKIN R.M. (1964 b). - Development of the third eye in the lizard Sceloporus occidentalis. Rev. suisse Zool., 71, p. 267-285.
- EAKIN R.M., QUAY W.B. and WESTFALL J.A. (1963). - Cytological and cytochemical studies on the frontal and pineal organs of the treefrog, Hyla regilla. Z. Zellforsch., 59, p. 663-683.
- EAKIN R.M. and WESTFALL J.A. (1959). - Fine structure of the retina in the reptilian third eye. J. Biophys. Biochem. Cytol., 6, p. 133-134.
- EAKIN R.M. and WESTFALL J.A. (1960). - Further observations on the fine structure of the parietal eye of lizards. J. Biophys. Biochem. Cytol., 8, p. 483-499.
- EAKIN R.M. and WESTFALL J.A. (1961). - The development of photoreceptors in the stirnorgan of the treefrog Hyla regilla. Embryologia, 6, p. 84-98.
- EBELS I., MOSZKOWSKA A. et SCEMAMA A. (1965). - Etude in vitro des extraits épiphysaires fractionnés. Résultats préliminaires. C. R. Acad. Sc., 260, p. 5126-5129.
- EBELS I. and PROP N. (1965). - A study of the effect of melatonin on the gonads, the oestrous cycle and the pineal organ of the rat. Acta Endocr., 49, p. 567-577.
- ETCHEVERRY G.J. and ZIEHER L.M. (1968). - Cytochemistry of 5-hydroxytryptamine at the electron microscope level. I. Study of the specificity of the reaction in isolated blood platelets. J. Histochem. Cytochem., 16, p. 162-171.
- EVANS E.M. (1966). - On the ultrastructure of the synaptic region of visual receptors in certain Vertebrates. Z. Zellforsch., 71, p. 499-516.
- FALCK B., HILLARP N.A., THIEME G. and TORP A. (1962). - Fluorescence of catecholamines and related compounds condensed with formaldehyde. J. Histochem. Cytochem., 10, p. 348-354.
- FALCK B. and OWMAN Ch. (1965). - A detailed methodological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic monoamines. Acta Univ. Lund, 7, p. 1-23.
- FALCK B. and OWMAN Ch. (1968). - 5-hydroxytryptamine and related amines in endocrine cell systems. Adv. Pharmacology, 6, p. 211-231.

- FALCK B., OWMAN Ch. and ROSENGREN E. (1966). - Changes in rat pineal stores of 5-hydroxy-tryptamine after inhibition of its synthesis or breakdown. Acta physiol. scand., 67, p. 300-305.
- FARELL G. and Mc ISAAC W.M. (1963). - Adrenoglomerulotropin. Arch. Biochem., 94, p. 543.
- FOA C. (1912). - Hypertrophie des testicules et de la crête, après extirpation de la glande pinéale chez le coq. Arch. Ital. Biol., 57, p. 233-252.
- FRANCHIMONT P. (1964). - Action de la mélatonine et de la glomérulotrophine sur les fonctions génitale et surrénalienne du rat. Arch. Int. Physiol. Biochem., 72, p. 735-740.
- FRISCH K. (1911 a). - Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch. ges. Physiol., 138, p. 319-389.
- FRISCH K. (1911 b). - Das Parietalorgan der Fische als funktionierendes Organ. S. B. Ges. Morph. Physiol. 27, p. 16-18.
- FUJIE E. (1968). - Ultrastructure of the pineal body of the domestic chicken with special reference to the changes induced by altered photoperiods. Arch. histol. jap., 29, p. 271-303.
- GABE M. (1967). - Neurosécrétion. Gauthier-Villars Ed., Paris, p. 1-1091.
- GESSA G.I., HIRSCH C., KUNTZMAN R., COSTA E. and BRODIE B.B. (1962). - On the mechanism of norepinephrine release by  $\alpha$ -methyl-meta-tyrosine. Life Sci., 8, p. 353-360.
- GLADSTONE R.J. and WAKELEY C.P.G. (1940). - The pineal gland. London : Bailliere, Tindall and Cox.
- GOLDFISCHER S., ESSNER E. and NOVIKOFF A.B. (1964). - The localization of phosphatase activities at the level of ultrastructure. J. Histochem. Cytochem., 12, p. 72-95.
- GORDON G.B., MILLER L.R. and BENSCH K.G. (1965). - Studies on the intracellular digestive process in mammalian tissue culture cells. J. Cell Biol., 25, p. 41-55.
- GRAY E.G. (1959). - Axo-somatic and axo-dendritic synapses of the cerebral cortex : an electron microscopic study. J. Anat., 93, p. 420-433.
- GRAY E.G. (1966). - Problems of interpreting the fine structure of vertebrate and invertebrate synapses. Int. Rev. Gen. Exp. Zool., 2, p. 139-170.
- GRIGNON G. et GRIGNON M. (1962). - Sur la structure de l'épiphyse de la Tortue terrestre (Testudo mauritanica Dumer). Bull. Ass. Anat., 118, p. 685-696.
- GRIGNON M. et GRIGNON G. (1963). - Etude histologique et histophysiologique de l'épiphyse chez la Tortue terrestre (Testudo mauritanica Dumer). Ann. Endocrinol., 24, p. 356-364.
- GRILLO M.A. and PALAY S.L. (1962). - Granule-containing vesicles in the autonomic nervous system. In S. S. Breese (Ed.), Electron Microscopy, Proc. 5th int. Congr. Electron Microscopy, Philadelphia, Academic Press, New-York and London, U-1-2.
- GUSEK W., BUSS H. und WARTENBERG H. (1965). - Weitere Untersuchungen zur Feinstruktur der Epiphysis cerebri normaler und vorbehandelter Ratten. Progr. Brain. Res., 10, p. 317-330.



- HALARIS A., RUTHER E. and MATUSSEK N. (1967). - Effect of benzoquinolizine (RO 4-1284) on granulated vesicles of the rat brain. Z. Zellforsch., 76, p. 100-107.
- HASSLER R. and BAK I.J. (1966). - Effects of amine-depleting and amine-storing substances on the axonterminals of the pineal gland. 6th int. Congr. Electron Microscopy, Kyoto, Maruzen, Nihonbashi, Tokyo, p. 521-522.
- HELANDER H.F. (1962). - Ultrastructure of fundus glands of the mouse gastric mucosa. J. Ultrastruct. Res., Suppl. 4, p. 1-123.
- HERLANT M. (1964). - Le rôle de l'appareil de Golgi dans la sécrétion glandulaire. Biol. Med., 53, p. 1-27.
- HERMAND E. (1969). - Recherches sur le rôle des monoamines hypothalamiques dans le contrôle de l'activité gonadotrope chez le Hamster doré (Mesocricetus auratus). Thèse Doctorat Médecine (Lille), p. 1-163.
- HERTZ-ESHEL M. and RAHAMIMOFF R. (1965). - Effect of melatonin on uterine contractility. Life Sciences, 4, p. 1367.
- HIROSAWA K. (1968). - Electron microscopic studies on pigment granules in the substantia nigra and locus coeruleus of the japanese monkey (Macaca fuscata yakui). Z. Zellforsch., 88, p. 187-203.
- HIRT A. (1934). - Sympathisches Nervensystem und Nebenniere. I. Die vergleichende Anatomie des sympathischen Nervensystems. In L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch (Eds.), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Vol. 2, Part. 1, Urban und Schwarzenberg, Berlin, p. 685-776.
- HOLMGREN N. (1918). - Zur Kenntnis der Parietalorgane von Rana temporaria. Ark. Zool. (Stockh.) 11, p. 1-13.
- HOLZBAUER M. and VOGT M. (1956). - Depression by reserpine of the noradrenaline concentration in hypothalamus of the rat. J. Neurochem., 1, p. 8-11.
- HOPUS V.K. and ARSTILA A.U. (1965). - An apparent somato-somatic synaptic structure in the pineal gland of the rat. Exp. Cell. Res., 37, p. 484-487.
- HUBERT J. et DUFAURE J.P. (1968). - Table de développement de la Vipère aspic : Vipera aspis L. Bull. Soc. Zool. Fr., 93, p. 135-148.
- ISHIKAWA T. and PEI Y.F. (1965). - Intramitochondrial glycogen particles in rat retinal receptor cells. J. Cell. Biol., 25, p. 402-407.
- ITO S. and WINCHESTER R.J. (1963). - The fine structure of the gastric mucosa in the bat. J. Cell. Biol., 16, p. 541-577.
- JONSSON G. (1967). - Fluorescence methods for the histochemical demonstration of monoamines. VII. Fluorescence studies on biogenic monoamines and related compounds condensed with formaldehyde. Histochemie, 8, p. 288-297.
- JOUAN P. (1968 a). - Aspects récents de la physiologie et de la biochimie de la glande pinéale. 1. Glande pinéale et dérivés indoliques. Path. Biol., 16, p. 93-104.

- JOUAN P. (1968 b). - Aspects récents de la physiologie et de la biochimie de la glande pinéale. 2. Propriétés biologiques de la glande pinéale. Path. Biol., 16, p. 209-225.
- JOUAN P., BOISSEAU J. et MORE E. (1968). - Isolement des acides aminés et des peptides de la glande pinéale de mouton. Rev. Roum. Endocrinol., 5, p. 117-124.
- JOYON L. et COLLIN J. P. (1962). - Ultrastructure de la membrane cellulaire de l'intestin d'*Ascaris* du Cheval (*Parascaris equorum* Goetze). C. R. Soc. Biol., 4, p. 651-654.
- JOYON L. et MIGNOT J. P. (1969). - Données récentes sur la structure de la cinétide chez les Protozoaires flagellés. Année Biol., 8, p. 1-51.
- JULLIEN G. (1942). - Sur les formations vésiculaires de la glande pinéale des Oiseaux. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 2, p. 163-170.
- KAPPERS ARIËNS J. (1960). - The development, topographical relations and innervation of the epiphysis cerebri in the albino rat. Z. Zellforsch., 52, p. 163-215.
- KAPPERS ARIËNS J. (1962). - Melatonin, a pineal compound. Preliminary investigations on its function in the rat. Gen. comp. Endocr., 2, p. 16 (abstr.).
- KAPPERS ARIËNS J. (1965). - Survey of the innervation of the epiphysis cerebri and the accessory pineal organs of vertebrates. Progr. Brain. Res., 10, p. 87-153.
- KAPPERS ARIËNS J. (1966). - Note préliminaire sur l'innervation de l'épiphyse du lézard *Lacerta viridis*. Bull. Ass. Anat., 134, p. 111-116.
- KAPPERS ARIËNS J. (1967). - The sensory innervation of the pineal organ in the lizard, *Lacerta viridis*, with remarks on its position in the trend of pineal phylogenetic structural and functional evolution. Z. Zellforsch., 81, p. 581-618.
- KAPPERS ARIËNS J. and SCHADÉ J. P. (1965). - Structure and function of the epiphysis cerebri. Prog. Brain Res., 10, p. 1-694.
- KELLY D. E. (1965). - Ultrastructure and development of amphibian pineal organs. Prog. Brain Res., 10, p. 270-285.
- KELLY D. E. and SMITH S. W. (1964). - Fine structure of the pineal organs of the adult frog, *Rana pipiens*. J. Cell. Biol., 22, p. 653-674.
- KELLY D. E. and VAN DE KAMER J. C. (1960). - Cytological and histochemical investigations on the pineal organ of the adult frog (*Rana esculenta*). Z. Zellforsch., 52, p. 618-639.
- KITAY J. and ALTSCHULE M. (1954). - The pineal gland. Harvard Univ. Press. Cambridge (U. S. A.).
- KRASS M. E. and LABELLA F. S. (1966). - Biochemical evidence for a secretory role of the pineal body. Oxydation of (1- <sup>14</sup> C) and (6- <sup>14</sup> C) glucose in vitro by pineal body, pituitary, and brain from young and adult animals. J. Neurochemistry, 13, p. 1157-1162.
- LADMAN A. J. (1958). - The fine structure of the rod-bipolar cell synapse in the retina of the albino rat. J. Biophys. and Biochem. Cytol., 4, p. 459-465.

- LAUBER J.K., BOYD J.E. and AXELROD J. (1968). Enzymatic synthesis of melatonin in avian pineal body : extraretinal response to light. Science, 161, p. 489-490.
- LEONHARDT H. (1967). - Über axonähnliche Fortsätze, Sekretbildung und Extrusion der hellen Pinealocyten des Kaninchens. Z. Zellforsch., 82, p. 307-320.
- LERNER A., CASE J., TAKAHASHI Y., LEE T. and MORI W. (1958). - Isolation of melatonin, the pineal gland factor that lightens melanocytes. J. Amer. chem. Soc., 80, p. 2587.
- LEVEQUE T.F., STUTINSKY F., PORTE A. et STOECKEL M.E. (1966). - Morphologie fine d'une différenciation glandulaire du récessus infundibulaire chez le rat. Z. Zellforsch., 69, p. 381-394.
- LIERSE W. (1965). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Cytologie und Angiologie des Epiphysenstiels von Anolis carolinensis. Z. Zellforsch., 65, p. 397-408.
- LIN H.S. (1965). - Microcylinders within mitochondrial cristae in the rat pinealocyte. J. Cell. Biol., 25, p. 435-441.
- LISON L. (1960). - Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes. Gauthier-Villars Ed., Volumes I et II.
- LUFT J.H. (1961). - Improvements in epoxy resin embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, p. 409-414.
- LUTZ H. et COLLIN J.P. (1967). - Sur la régression des cellules photoréceptrices épiphysaires chez la Tortue terrestre : Testudo hermanni (Gmelin) et la phylogénie des photorécepteurs épiphysaires chez les Vertébrés. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, p. 797-808.
- LUTZ-OSTERTAG Y. (1968). - Etude du développement embryonnaire et post-embryonnaire des conduits génitaux de la Pie (Pica pica L.), oiseau nidicole. Ann. Emb. Morph., 1, p. 259-269.
- MAC DONALD T.H. (1958). - Identification of ammocoetes of British Lampreys. Glasg. Nat., 18, p. 91-95.
- MARTOJA R. et MARTOJA M. (1967). - Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson et Cie, Ed., p. 1-345.
- MC ISAAC W.M., FARRELL G., TABORSKY R.G. and TAYLOR A.N. (1965). - Indole compounds : isolation from pineal tissue. Science, 148, p. 102-103.
- MC ISAAC W.M., TABORSKY R.G. and FARRELL G. (1964). - 5-methoxytryptophol : effect on estrus and ovarian weight. Science, 145, p. 63-64.
- MEINIEL A. (1969 a). - Etude préliminaire de l'organe parapinéal de l'ammocète de Lampetra planeri. Arch. Anat. micr. Morph. exp. (sous presse).
- MEINIEL A. (1969 b). - Cellules de type photorécepteur dans la rétine dorsale de l'organe parapinéal d'ammocète de Lampetra planeri. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 268, p. 2265-2268.
- MILCOU S., MILCOU I. et NANU L. (1963). - Le rôle de la glande pinéale dans le métabolisme des glucides. Ann. Endocr., 24, p. 233-254.



- MILCOU S., PAVEL S. and NEASCU C. (1963). - Biological and chromatographic characterization of a polypeptide with pressor and oxytocic activities isolated from bovine pineal gland. Endocrinology, 72, p. 563-566.
- MILCOU S.M. and PETREA I. (1964). - Some aspects of the endocrinosecretory cytodynamic in the pineal gland at the electron microscope. Proc. 3rd Europ. Reg. Conf. Electron Microscopy, Czechoslovak Acad. Sci., Prague, p. 481-482.
- MILCOU S.M. and PETREA I. (1967). - Cytology of the pineal gland. Proc. Congr. Nat. Endocrinologie, Bucharest., p. 177-185.
- MILLER F. (1962). - Acid phosphatase localization in renal absorption droplets. Fifth Internat. Congr. Electr. Micr., S.S. Breese Ed., Acad. Press, New-York, 2, Q 2.
- MILLER F. and PALADE G. (1964). - Lytic activities in renal protein absorption droplets. J. Cell Biol., 23, p. 519-552.
- MILLONIG G. (1961). - A modified procedure for lead staining of thin sections. J. Biophys. Biochem. Cytol., 11, p. 736-739.
- MILLONIG G. (1962). - Further observations on a phosphate buffer for osmium solutions. Fifth Internat. Congr. Electron Micr., Philadelphia, S.S. Breese Ed., Acad. Press, New-York, 2, p. 8.
- MILOFSKY A.H. (1957). - The fine structure of the pineal body in the rat, with special reference to parenchyma. Anat. Rec., 127, p. 435-436.
- MILOFSKY A.H. (1958). - The submicroscopic anatomy of the pineal body in the white rat (Mus norvegicus albus) with special reference to parenchyma, Dissertation, Yale Medical School, New Haven.
- MOREAU N. (1964). - Contribution à l'étude de certaines corrélations endocriniennes de l'épiphyse. Thèse Doct. Méd. Université de Nancy, p. 1-185.
- MORITA Y. (1966). - Absence of electrical activity of the pigeon's pineal organ in response to light. Experientia, 22, p. 402.
- MORITA Y. (1966). - Entladungsmuster pinealer Neurone der Regenbogenforelle (Salmo irideus) bei Belichtung des Zwischenhirns. Pflügers Arch. ges. Physiol., 289, p. 155-167.
- MORITA Y. et DODT E. (1965). - Nervous activity of the frog's epiphysis cerebri in relation to illumination. Experientia, 21, p. 221-222.
- MOSZKOWSKA A. (1958). - L'antagonisme épiphyso-hypophysaire. Etude in vivo et in vitro chez l'embryon de Poulet Sussex. Ann. End., 19, p. 69-79.
- MOSZKOWSKA A. (1965). - Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire. Rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Rev. Suisse Zool., 72, p. 145-160.
- NILSSON S.E.G. (1964). - Receptor cell outer segment development and ultrastructure of the disk membranes in the retina of the tadpole (Rana pipiens). J. Ultrastr. Res., 11, p. 581-620.

- NILSSON S.E.G. (1965). - The ultrastructure of the receptor outer segments in the retina of the leopard frog (*Rana pipiens*). J. Ultrastruct. Res., 12, p. 207-231.
- NOVALES R.R. and NOVALES B.J. (1965). - Analysis of antagonisms between pineal melatonin and other agents which act on the amphibian melanophore. Progr. Brain. Res., 10, p. 507-519.
- NOVIKOFF A.B., ESSNER E., GOLDFISCHER S. and HEUSS M. (1962). - Nucleoside phosphatase activities of cytomembranes. In : Symp. Int. Soc. Cell. Biol. I. The interpretation of ultrastructure, p. 149-192.
- NOVIKOFF A.B., ESSNER E. and QUINTANA N. (1964). - Golgi apparatus and lysosomes. Feder. Proc., 23, p. 1010-1022.
- NOWIKOFF M. (1935). - Über den Bau und die physiologische Bedeutung der Parietalorgane. Biol. gen., (hrsg. E. Haim) Wien und Leipzig, 11, p. 155-170.
- OKSCHE A. (1958). - Histologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ependyms, der Glia und der Plexus chorioidei für den Kohlenhydratstoffwechsel des ZNS. Z. Zellforsch., 48, p. 74-129.
- OKSCHE A. (1965). - Survey of the development and comparative morphology of the pineal organ. Progr. Brain. Res., 10, p. 3-28.
- OKSCHE A. (1969). - Some morphological and functional aspects of the avian pineal organ. Séminaire d'Endocrinologie aviaire - Tokyo, Mai 1969 -, p. 71.
- OKSCHE A. und KIRSCHSTEIN H. (1966 a). - Zur Frage der Sinneszellen im Pinealorgan der Reptilien. Naturwissenschaften, 53, p. 46.
- OKSCHE A. und KIRSCHSTEIN H. (1966 b). - Elektronenmikroskopische Feinstruktur der Sinneszellen im Pinealorgan von *Phoxinus laevis* L. (Pisces, Teleostei Cyprinidae). (Mit vergleichenden Bemerkungen). Naturwissenschaften, 53, p. 591.
- OKSCHE A. und KIRSCHSTEIN H. (1967). - Die Ultrastruktur der Sinneszellen im Pinealorgan von *Phoxinus laevis* L. Z. Zellforsch., 78, p. 151-166.
- OKSCHE A. und KIRSCHSTEIN H. (1968). - Unterschiedlicher elektronenmikroskopischer Feinbau der Sinneszellen im Parietalaugen und im Pinealorgan (Epiphysis cerebri) der Lacertilia. Ein Beitrag zum Epiphysenproblem. Z. Zellforsch., 87, p. 159-192.
- OKSCHE A. und VAUPEL-VON HARNACK M. (1963). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Epiphysis cerebri von *Rana esculenta*. Z. Zellforsch., 59, p. 582-614.
- OKSCHE A. und VAUPEL-VON HARNACK M. (1965 a). - Vergleichende elektronenmikroskopische Studien am Pinealorgan. Progr. Brain. Res., 10, p. 237-258.
- OKSCHE A. und VAUPEL-VON HARNACK M. (1965 b). - Über rudimentäre Sinneszellstrukturen im Pinealorgan des Hühnchens. Naturwissenschaften, 24, p. 662-663.
- OKSCHE A. und VAUPEL-VON HARNACK M. (1965 c). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Nervenbahnen des Pinealkomplexes von *Rana esculenta* L. Z. Zellforsch., 68, p. 389-426.

- OKSCHE A. und VAUPEL-VON HARNACK M. (1966). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Frage der Sinneszellen im Pinealorgan der Vögel. Z. Zellforsch., 69, p. 41-60.
- OKSCHE A. und VON HARNACK M. (1962). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Stirnorgan (Frontalorgan, Epiphysenendblase) von Rana temporaria und Rana esculenta. Naturwissenschaften, 49, p. 429-430.
- OKSCHE A. und VON HARNACK M. (1963). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Stirnorgan von Anuren. (Zur Frage der Lichtrezeptoren). Z. Zellforsch., 59, p. 239-288.
- OWMAN C. (1964). - New aspects of the mammalian pineal gland. Acta Physiol. Scand., 63, Suppl. 240, p. 1-40.
- OWMAN C. (1965). - Localization of neuronal and parenchymal monoamines under normal and experimental conditions in the mammalian pineal gland. Progr. Brain Res., 10, p. 423-453.
- OWMAN C. (1968). - On the significance of the 5-hydroxytryptamine stores in pineal gland. Adv. Pharmacology, 6, p. 167-169.
- PALAY S. L. (1955). - An electron microscope study of the neurohypophysis in normal, hydrated, and dehydrated Rats. Anat. Rec., 121, p. 348.
- PALAY S. L. (1960). - The fine structure of secretory neurons in the preoptic nucleus of the goldfish. Anat. Rec., 138, p. 417-444.
- PELLEGRINO DE IRALDI A. and DE ROBERTIS E. (1961). - Action of reserpine on the submicroscopic morphology of the pineal gland. Experientia (Basel), 17, p. 112-124.
- PELLEGRINO DE IRALDI A. and DE ROBERTIS E. (1963). - Action of reserpine, iproniazid and pyrogallol on nerve endings of the pineal gland. Int. J. Neuropharmacol., 2, p. 231-239.
- PELLEGRINO DE IRALDI A., ZIEHER L. M. and DE ROBERTIS E. (1965). - Ultrastructure and pharmacological studies of nerve endings in the pineal gland. Progr. Brain Res., 10, p. 389-421.
- PELLEGRINO DE IRALDI A. and ZIEHER L. M. (1966). - Noradrenaline and dopamine content of normal, decentralized and denervated pineal gland of the rat. Life Sci., 5, p. 149-154.
- PENTTILÄ A. (1966). - Histochemical reactions of the enterochromaffin cells and the 5-hydroxytryptamine content of the mammalian duodenum. Acta Physiol. Scand., 69, Suppl. 281, p. 1-77.
- PETIT A. (1968). - Ultrastructure de la rétine de l'oeil pariétal d'un Lacertilien, Anguis fragilis. Z. Zellforsch., 92, p. 70-93.
- PETIT A. (1969). - Ultrastructure, innervation et fonction de l'épiphyse de l'orvet (Anguis fragilis L.). Z. Zellforsch., 96, p. 437-465.
- PICARD D. et STAHL A. (1966). - La cellule neurosécrétrice chez les Vertébrés. Bull. Ass. Anat., 134, p. 3-75.



- PORTER K.R. and YAMADA E. (1960). - Studies on the endoplasmic reticulum. V. Its form and differentiation in pigment epithelial cells of the frog retina. J. Biophys. Biochem. Cytol., 8, p. 181-205.
- PORTMANN A. (1950). - Système nerveux. Traité de Zoologie (P.P. Grassé), Masson Ed., 15, p. 185-203.
- QUASTEL M. and RAHAMIMOFF R. (1965). - Effect of melatonin on spontaneous contractions and response to 5-hydroxytryptamine of rat isolated duodenum. Brit. J. Pharmacol., 24, p. 455.
- QUAY W.B. (1965 a). - Histological structure and cytology of the pineal organ in birds and mammals. Progr. Brain. Res., 10, p. 49-86.
- QUAY W.B. (1965 b). - Retinal and pineal hydroxy-O-methyl transferase activity in Vertebrates. Life Sci., 4, p. 983-991.
- QUAY W.B. (1966). - Rhythmic and light-induced changes in levels of pineal 5-hydroxyindoles in the pigeon (Columba livia). Gen. Comp. Endocrinol., 6, p. 371-377.
- QUAY W.B., ARIENS KAPPERS J. and JONGKIND J.F. (1968). - Innervation and fluorescence histochemistry of monoamines in the pineal organ of a snake (Natrix natrix). J. neurovisceral Rel., 31, p. 11-25.
- QUAY W.B. and BAGNARA J.T. (1964). - Relative potencies of indolic and related compounds in the body-lightening reaction of larval Xenopus. Arch. int. Pharmacodyn., 150, p. 137-143.
- QUAY W.B., JONGKIND J.F. and ARIENS KAPPERS J. (1967). - Localizations and experimental changes in monoamines of the reptilian pineal complex studied by fluorescence histochemistry. Anat. Rec., 157, p. 304-305.
- QUAY W.B. e RENZONI A. (1963). - Studio comparativo e sperimentale sulla struttura e citologia della epifisi nei Passeriformes. Riv. Biol., 56, p. 363-407.
- QUAY W.B. e RENZONI A. (1966). - Osservazioni sulle "cellule neurosecernenti commissuro-epifisarie" degli uccelli. Riv. Biol., 19, p. 231-251.
- QUAY W.B. e RENZONI A. (1967). - I rapporti diencefalici e la variabilità nella duplice struttura del complesso epifisario degli uccelli. Riv. Biol., 20, p. 9-47.
- QUAY W.B., RENZONI A. e EAKIN R.M. (1968). - L'ultrastruttura dell' epifisi di Melopsittacus undulatus con particolare riguardo ai tipi cellulari e alle loro funzioni. Riv. Biol., 61, p. 371-386.
- QUAY W.B. and WILHOFT D.C. (1964). - Comparative and regional differences in serotonin content of reptilian brains. J. Neurochem., 11, p. 805-811.
- RADNOT M. et LOVAS B. (1968). - Les citernes sous la surface des cellules ganglionnaires de la rétine. Ann. Oculist. (Paris), 201, p. 279-284.
- RAHAMIMOFF R. and BRUDERMAN I. (1965). - Changes in pulmonary mechanics induced by melatonin. Life Sci., 4, p. 1383.

- RAHAMIMOFF R., BRUDERMAN I. and GOLSHANI G. (1965). Effect of melatonin on 5-HT induced contraction of isolated cat trachea, Life Sci., 4, p. 2281.
- RALPH C.L. and DAWSON D.C. (1968). - Failure of the pineal body of two species of birds (Coturnix coturnix japonica and Passer domesticus) to show electrical responses to illumination, Experientia, 24, p. 147-148.
- RATZENHOFFER M. und LEB D. (1965). - Über die Feinstruktur der argentaffinen und anderen Erscheinungsformen der "Hellen Zellen" Feyter's im Kaninchen-Magen, Z. Zellforsch., 67, p. 113-150.
- REISS M., DAVIS R.H., SIDEMAN M.B., MANER I. and PLICHTA E.S. (1963). - Action of pineal extracts on the gonads and their function, J. Endocrinol., 27, p. 107-118.
- RENZONI A.U., EAKIN R.M. and QUAY W.B. (1968). - Cilia of modified structure in avian pineal organs, Electron microscopy, Fourth European Regional Conference, Rome 1968, Ed. Daria Steve Bocciarelli, 2, p. 563.
- REYNOLDS E.S. (1963). - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy, J. Cell. Biol., 17, p. 208-212.
- RICHARDSON K.C. (1962). - The fine structure of autonomic nerve endings in smooth muscle of the rat vas deferens, J. Anat., 96, p. 427-442.
- RICHARDSON K.C. (1964). - The fine structure of the albino rat iris with special reference to the identification of adrenergic and cholinergic nerves and nerve endings in its intrinsic muscles, Amer. J. Anat., 114, p. 173-205.
- RODIN A.E. and TURNER R.A. (1965). - The relationship of intravesicular granules to the innervation of the pineal gland, Lab. Invest., 14, p. 1644-1651.
- RODIN A.E. and TURNER R.A. (1966). - The perivascular space of the pineal gland, Tex. Rep. Biol. Med., 24, p. 153-163.
- ROMIEU M. et JULLIEN G. (1942 a). - Sur l'existence d'une formation lymphoïde dans l'épiphyse des Gallinacés, C. R. Soc. Biol., 136, p. 626-628.
- ROMIEU M. et JULLIEN G. (1942 b). - Caractères histologiques et histophysiologiques des vésicules épiphysaires des Gallinacés, C. R. Soc. Biol., 136, p. 628-630.
- ROMIEU M. et JULLIEN G. (1942 c). - Evolution et valeur morphologique des vésicules closes de la glande pinéale des Oiseaux, C. R. Soc. Biol., 136, p. 630-632.
- ROSENBLUTH J. (1962). - Subsurface cisterns and their relationship to the neuronal plasma membrane, J. Cell. Biol., 13, p. 405-421.
- RÜDEBERG C. (1966). - Electron microscopical observations on the pineal organ of the teleosts Mugil auratus (Risso) and Uranoscopus scaber (Linné), Publ. Staz. zool. Napoli, 35, p. 47-60.
- RÜDEBERG C. (1968 a). - Structure of the pineal organ of the sardine, Sardina pilchardus sardina (Risso) and some further remarks on the pineal organ of Mugil spp. Z. Zellforsch., 84, p. 219-237.

- RÜDEBERG C. (1968 b). - Receptor cells in the pineal organ of the dogfish Scyliorhinus canicula Linné. Z. Zellforsch., 85, p. 521-526.
- RÜDEBERG C. (1969 a). - Structure of the parapineal organ of the adult rainbow trout, Salmo gairdneri Richardson. Z. Zellforsch., 93, p. 282-304.
- RÜDEBERG C. (1969 b). - Light and electron microscopic studies on the pineal organ of the dogfish, Scyliorhinus canicula L. Z. Zellforsch., 96, p. 548-581.
- SANO Y. und MASHIMO T. (1966). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Epiphysis cerebri beim Hund. Z. Zellforsch., 69, p. 129-139.
- SCATIZZI J. (1933). - Ricerche sulla fine costituzione dell' epifisi dei Cheloni. Arch. zool. ital., 18, p. 407-420.
- SCHÄFER O. (1964). - Spektrale Empfindlichkeit und absolute Schwelle des Farbwechsels geblendeter Elritzen (Phoxinus laevis L.). Biol. Zbl., 83, p. 47-66.
- SCHARRER E. (1928). - Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. I. Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische. Z. vergl. Physiol., 7, p. 1-38.
- SCHOFIELD G.C. and SILVA D.G. (1968). - The fine structure of enterochromaffin cells in mouse colon. J. Anat., 103, p. 1-13.
- SHERIDAN M.N. and REITER R.J. (1968). - The fine structure of the hamster pineal gland. Amer. J. Anat., 122, p. 357-376.
- SHORE P.A., SILVER S.L. and BRODIE B.B. (1955). - Interaction of reserpine, serotonin and lysergic acid diethylamine in brain. Science, 122, p. 284-285.
- SHORE P.A., PLETSCHER A., TOMICH E.G., CARLSSON A., KUNTZMAN R. and BRODIE B.B. (1956). - Role of brain serotonin in reserpine action. Ann. N.Y. Acad. Sci., 66, p. 609-617.
- SHORE P.A., MEAD J.A.R., KUNTZMAN R.G., SPECTOR S., BRODIE B.B. (1957). - On the physiologic significance of monoamine oxidase in brain. Science, 126, p. 1063-1064.
- SJÖSTRAND F.S. (1956). - Synaptic structures of the retina of the mammalian eye. Proc. 3rd. Int. Conf. on Electron Microscopy, London 1954, Royal Microscopical Society, London, p. 428-431.
- SJÖSTRAND F.S. (1958). - Ultrastructure of retinal rod synapses of the guinea pig eye as revealed by three-dimensional reconstructions from serial sections. J. Ultrastruct. Res., 2, p. 122-170.
- SJÖSTRAND F.S. (1961). - Electron microscopy of the retina. The structure of the eye, Academic press, Smelser ed., p. 1-28.
- SMITH C.A. et SJÖSTRAND F.S. (1961). - Structure of the nerve endings on the external hair cells of the guinea pig cochlea as studied by serial sections. J. Ultrastruct. Res., 5, p. 523-556.
- SOLCIA E. and SAMPIETRO R. (1967). - Indole nature of enterochromaffin substance. Nature, 214, p. 196-197.



- SOLCIA E., VASSELLO G. and SAMPIETRO R. (1967). - Endocrine cells in the antro-pyloric mucosa of the stomach. Z. Zellforsch., 81, p. 474-486.
- STAMMER A. (1961). - Untersuchungen über die Struktur und die Innervation der Epiphyse von Vögeln. Acta Univ. Szegediensis, 7, p. 65-75.
- STEYN W. (1959). - The ultrastructure of pineal eye sensory cells. Nature, 183, p. 764-765.
- STEYN W. (1960 a). - Observations on the ultrastructure of the pineal eye. J. roy. micr. Soc., 79, p. 47-58.
- STEYN W. (1960 b). - Electron microscopic observations on the epiphysial sensory cells in lizards and the pineal sensory cell problem. Z. Zellforsch., 51, p. 735-747.
- STIEMENS M.J. (1934). - Anatomische Untersuchungen über die vago-sympathische Innervation der Baueingeweide bei den Vertebraten. Verh. kon. Akad. Wetensch., Amsterdam, Afd. Natuurk., 2e. sectie. 33. p. 1-356.
- STUDNÍČKA F.Ch. (1893). - Sur les organes pariétaux de Petromyzon planeri. Sitzung. Gesell. Wissens. (Prague), p. 1-50.
- STUDNÍČKA F.K. (1905). - Die Parietalorgane. Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. (hrsg. A. Oepel). Jena : Gustav Fischer, 5, p. 1-254.
- TAXI J. (1965). - Contribution à l'étude des connexions des neurones moteurs du système nerveux autonome. Ann. Sc. Nat. Zool., 12e. série, 7, p. 413-673.
- TAXI J. et DROZ B. (1966 a). - Etude de l'incorporation de noradrénaline  $^{-3}\text{H}$  (NA- $^{-3}\text{H}$ ) et de 5-hydroxytryptophane  $^{-3}\text{H}$  (5-HTP- $^{-3}\text{H}$ ) dans les fibres nerveuses du canal déférent et de l'intestin. C. R. Acad. Sc. (Paris), 263, p. 1237-1240.
- TAXI J. et DROZ B. (1966 b). - Etude de l'incorporation de noradrénaline  $^{-3}\text{H}$  (NA- $^{-3}\text{H}$ ) et de 5-hydroxytryptophane  $^{-3}\text{H}$  (5-HTP- $^{-3}\text{H}$ ) dans l'épiphyse et le ganglion cervical supérieur. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 263, p. 1326-1329.
- TAXI J. et DROZ B. (1967). - Localisation d'amines biogènes dans le système neurovégétatif périphérique. (Etude radioautographique en microscopie électronique après injection de noradrénaline  $^{-3}\text{H}$  et de 5-hydroxytryptophane  $^{-3}\text{H}$ ). In F. Stutinsky (Ed.), Neurosecretion, Proc. 4th int. Symp. Neurosecretion, Strasbourg, 25-27 Juillet 1966, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, p. 191-202.
- TILNEY F. and WARREN L.F. (1919). - The morphology and evolutionary significance of the pineal body. Amer. Anat. Mem., 9, p. 1-257.
- THIEBLOT L., BERTHELAY J. et BLAISE S. (1966 a). - Effets de la mélatonine chez le rat mâle et femelle. I. Action au niveau des gonades et les annexes. Ann. Endocrinol., 27, p. 65-68.
- THIEBLOT L., BERTHELAY J. et BLAISE S. (1966 b). - Effets de la mélatonine chez le rat mâle et femelle. II. Action au niveau de la thyroïde. Ann. Endocrinol., 27, p. 69-71.
- THIEBLOT L. et BLAISE S. (1963). - Influence de la glande pinéale sur les gonades. Ann. Endocrinol., 24, p. 270-286.

- THIEBLOT L. et BLAISE S. (1967). - Principe anti-gonadotrope de la glande pinéale. Rev. Roum. Endocrinol., 4, p. 269-283.
- THIEBLOT L. et LE BARS H. (1955). - La glande pinéale ou épiphyse. Paris, Maloine, p. 1-203.
- TRANZER J., DA PRADA M. and PLETSCHER A. (1966). - Ultrastructural localization of 5-hydroxytryptamine in blood platelets. Nature, 212, p. 1574.
- TRANZER J. P., DA PRADA M. and PLETSCHER A. (1968). - Electron microscopic study of the storage site of 5-hydroxytryptamine in blood platelets. Adv. Pharmacol., 6, p. 125-128.
- TRETJAKOFF D. (1915). - Die Parietalorgane von Petromyzon fluviatilis. Z. Wissensch. Zool., 113, p. 1-112.
- TRIER J. S. (1963). - Studies on small intestinal crypt epithelium. I. The fine structure of crypt epithelium of the proximal intestine of fastings humans. J. Cell. Biol., 18, p. 599-620.
- TROST E. (1953). - Die Entwicklung, Histogenese und Histologie der Epiphyse, der Paraphyse, des Velum transversum, des Dorsalsackes und des subcommissuralen Organs bei Anguis fragilis, Chalcides ocellatus und Natrix natrix. Acta Anat., 18, p. 326-342.
- UDENFRIEND S. and ZALTZMAN-NIRENBERG P. (1962). - On the mechanism of the norepinephrine release by  $\alpha$ -methyl-meta-tyrosine. J. Pharmacol. Exptl. Therap., 138, p. 194-199.
- UECK M. (1968 a). - Granulierte marklose Nervenfasern in der Epiphysenregion von Anuren. Z. Zellforsch., 90, p. 389-402.
- UECK M. (1968 b). - Ultrastruktur des pinealen Sinnesapparates bei einigen Pipidae und Discoglossidae. Z. Zellforsch., 92, p. 452-476.
- VAN DE KAMER J. C. (1949). - Over de ontwikkeling, de determinatie en de betekenis van de epiphyse en de paraphyse van de amphibiën. Thesis. Faculty of Sciences, Arnhem, Van der Wiel.
- VAN DE KAMER J. C. (1965). - Histological Structure and cytology of the pineal complex in Fishes, Amphibians and Reptiles. Progr. Brain. Res., 10, p. 30-48.
- VAN DE VEERDONK F. C. G. (1967). - Demonstration of melatonin in Amphibia. Curr. Mod. Biol., 1, p. 175-177.
- VIVIEN J. H. (1964 a). - Ultrastructure des constituants de l'épiphyse de Tropidonotus natrix L. C. R. Acad. Sc. (Paris), 258, p. 3370-3372.
- VIVIEN J. H. (1964 b). - Structure et ultrastructure de l'épiphyse d'un Chélonien Pseudemys scripta elegans. C. R. Acad. Sc. (Paris), 259, p. 899-901.
- VIVIEN J. H. (1964 c). - Organisation et structure de l'organe pinéal d'un Ophidien Tropidonotus natrix. J. Microscopie, 3, p. 57.
- VIVIEN J. H. (1965). - Signes de stimulation des activités sécrétoires des pinéaloctes chez la Couleuvre Tropidonotus natrix (L.) traitée par des principes gonadotropes. C. R. Acad. Sc. (Paris), 260, p. 5370-5372.

- VIVIEN J.H. et ROELS B. (1967). - Ultrastructure de l'épiphyse des Chéloniens. Présence d'un "parabolôïde" et de structure de type photorécepteur dans l'épithélium sécrétoire de Pseudemys scripta elegans. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 264, p. 1743-1746.
- VIVIEN J.H. et ROELS B. (1968). - Ultrastructures synaptiques dans l'Epiphyse des Chéloniens. Présence de rubans synaptiques au niveau des articulations entre cellules pseudosensorielles et terminaisons nerveuses dans l'Epiphyse de Pseudemys scripta elegans et Pseudemys picta. C. R. Acad. Sc. (Paris), Série D, 266, p. 600-603.
- VIVIEN-ROELS B. (1969). - Etude structurale et ultrastructurale de l'épiphyse d'un Reptile : Pseudemys scripta elegans. Z. Zellforsch., 94, p. 352-390.
- WARTENBERG H. (1968). - The mammalian pineal organ : electron microscopic studies on the fine structure of pinealocytes, glial cells and on the perivascular compartment. Z. Zellforsch., 86, p. 74-97.
- WARTENBERG H. und BAUMGARTEN H.G. (1968). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Frage der photosensorischen und sekretorischen Funktion des Pinealorgans von Lacerta viridis und L. muralis. Z. Anat. Entwickl., 127, p. 99-120.
- WARTENBERG H. und BAUMGARTEN H.G. (1969). - Über die elektronenmikroskopische Identifizierung von noradrenergen Nervenfasern durch 5-Hydroxydopamin und 5-Hydroxydopa im Pinealorgan der Eidechse (Lacerta muralis). Z. Zellforsch. 94, p. 252-260.
- WARTENBERG H. und GUSEK W. (1965). - Licht-und elektronenmikroskopische Beobachtungen über die Struktur der Epiphysis cerebri des Kaninchens. Progr. Brain. Res. 10, p. 296-315.
- WATSON M. (1958). - Staining of tissue for electron microscopy with heavy metals. J. Biophys. Biochem. Cytol., 4, p. 475-478.
- WETZSTEIN R. und DOERFLER W. (1962). - Elektronenmikroskopie enterochromaffiner Zellen. Anat. Anz., 111, Erg. H., p. 113-120.
- WETZSTEIN R., DOERFLER W. und SCHWINK A. (1962). - Die Feinstruktur der enterochromaffinen Zellen und ihrer spezifischen Granula. Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Duodenum des Meerschweinchens. Protoplasma, 55, p. 303-312.
- WETZSTEIN R., DOERFLER W. and SCHWINK A. (1964). - Electron-microscopy of enterochromaffin cells after release of 5-hydroxytryptamine by reserpine. Dt. med. Forsch., 2, p. 65-67.
- WOLFE D.E. (1965). - The epiphyseal cell : an electron-microscopic study of its intercellular relationships and intracellular morphology in the pineal body of the albino rat. Progr. Brain. Res., 10, p. 332-376.
- WOLFE D.E., POTTER L.T., RICHARDSON K.C. and AXELROD J. (1962). - Localizing tritiated norepinephrine in sympathetic axons by electron microscopic autoradiography. Science, 138, p. 440-442.
- WURTMAN R.J. and AXELROD J. (1965). - The formation, metabolism, and physiologic effects of melatonin in mammals. Progr. Brain Res., 10, p. 520-528.
- WURTMAN R., AXELROD J. and CHU E. (1963). - Melatonin, a pineal substance : effect on the rat ovary. Science, 141, p. 277-278.



- YAMADA E. and ISHIKAWA T. (1967). - The so-called "synaptic ribbon" in the inner segment of the lamprey retina. Arch. histol. jap., 28, p. 411-417.
- YAMAMOTO T. (1965). - Electron microscopic examination of human optic nerves. Acta Soc. Opth. Japan., 69, p. 1527-1535.
- YOUNG J. Z. (1935). - The photoreceptors of Lampreys. J. exp. Biol., 12, p. 229-238 et p. 254-270.
- YOUNG R. W. (1967). - The renewal of photoreceptor cell outer segments. J. Cell. Biol., 33, p. 66-72.
- YOUNG R. W. (1968). - Passage of newly formed protein through the connecting cilium of retinal rods in the frog. J. Ultrastruct. Res., 23, p. 462-473.
- YOUNG R. W. and DROZ B. (1968). - The renewal of protein in retinal rods and cones. J. Cell. Biol., 39, p. 169-184.
- ZELLER E. A. and BARSKY J. (1952). - In vivo inhibition of liver and brain monoamine oxidase by 1-isonicotinyl-2-isopropylhydrazide. Proc. Soc. exp. Biol. N.Y., 81, p. 459-461.
- ZELLER E. A., BARSKY J., FONTS J. R., KIRCHHEIMER W. F. and VAN ORDEN L. S. (1952). - Influence of isonicotinic and hydrazide (INH) and 1-isonicotinyl-2-isopropylhydrazide (IIH) on bacterial and mammalian enzymes. Experientia, 8, p. 349-350.
- ZENKER W. und KRAMMER E. (1967). - Untersuchungen über Feinstruktur und Innervation der inneren Augenmuskulatur des Huhnes. Z. Zellforsch., 83, p. 147-168.

LISTE DES FIGURES DANS LE TEXTE.

|                   |                                                                                                                                                             |     |
|-------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <u>FIGURE 1.</u>  | - Schémas de la région pariétale et des organes pariétaux chez différents Vertébrés. Sections sagittales .....                                              | 12  |
| <u>FIGURE 2.</u>  | - Hypothèse de la continuité des "photorécepteurs" dans l'organe pinéal des Vertébrés .....                                                                 | 16  |
| <u>FIGURE 3.</u>  | - Organe pinéal de <u>Lampetra planeri</u> . Reconstitution dans l'espace, d'après des coupes ultrafines, du segment externe d'un photorécepteur .....      | 73  |
| <u>FIGURE 4.</u>  | - Types cellulaires de la cupule sensorielle de l'organe pinéal de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                            | 96  |
| <u>FIGURE 5.</u>  | - L'épiphyse de <u>Lacerta viridis</u> .....                                                                                                                | 112 |
| <u>FIGURE 6.</u>  | - L'épithélium épiphysaire de <u>Lacerta muralis</u> : pluralité des "photorécepteurs" .....                                                                | 116 |
| <u>FIGURE 7.</u>  | - Types cellulaires de la région moyenne et distale de l'organe pinéal de <u>Testudo hermanni</u> .....                                                     | 156 |
| <u>FIGURE 8.</u>  | - Types cellulaires de l'épithélium folliculaire de <u>Pica pica</u> .....                                                                                  | 162 |
| <u>FIGURE 9.</u>  | - Région basale (périphérique) d'un follicule ou lobule épiphysaire de <u>Pica</u> et l'espace périvasculaire .....                                         | 186 |
| <u>FIGURE 10.</u> | - Localisation des différenciations "synaptiques" dans les photorécepteurs de <u>Lampetra</u> et les photorécepteurs rudimentaires de <u>Vanellus</u> ..... | 262 |
| <u>FIGURE 11.</u> | - Biosynthèse de la sérotonine (5-HT) et de la mélatonine à partir du L-tryptophane .....                                                                   | 270 |
| <u>FIGURE 12.</u> | - Les cellules de la série sensorielle de l'organe pinéal des Vertébrés .....                                                                               | 326 |
| <u>FIGURE 13.</u> | - Phylogénie des cellules de la série sensorielle dans l'organe pinéal des Vertébrés, d'après les résultats actuels .....                                   | 328 |
| <u>FIGURE 14.</u> | - Phylogénie et pluralité possibles des cellules de la série sensorielle .....                                                                              | 332 |

LISTE DES PLANCHES DANS LE TEXTE.

|                      |                                                                                                                         |     |
|----------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <u>PLANCHE I</u>     | . - Types cellulaires de la cupule sensorielle et du tractus pinéal de <u>Lampetra planeri</u> .....                    | 30  |
| <u>PLANCHE II</u>    | . - Epithéliums de type sensoriel typique ou atypique dans l'organe pinéal des Reptiles .....                           | 36  |
| <u>PLANCHE III</u>   | . - Innervation sensorielle efférente de l'organe pinéal de <u>Lacerta viridis</u> .....                                | 40  |
| <u>PLANCHE IV</u>    | . - L'organe pinéal du Passereau <u>Pica pica</u> .....                                                                 | 46  |
| <u>PLANCHE V</u>     | . - Segments externes de type rudimentaire ou irrégulier chez <u>Lampetra planeri</u> .....                             | 60  |
| <u>PLANCHE VI</u>    | . - Centre organisateur et segment externe de <u>Lampetra planeri</u> .....                                             | 64  |
| <u>PLANCHE VII</u>   | . - Segments externes de type régulier chez <u>Lampetra planeri</u> .....                                               | 68  |
| <u>PLANCHE VIII</u>  | . - Segments externes (type régulier) des photorécepteurs de <u>Lampetra planeri</u> .....                              | 76  |
| <u>PLANCHE IX</u>    | . - Segment interne de photorécepteur de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                  | 80  |
| <u>PLANCHE X</u>     | . - <u>Lampetra planeri</u> : segment interne de photorécepteur .....                                                   | 84  |
| <u>PLANCHE XI</u>    | . - Cellule ganglionnaire; corps cellulaire et pédicule synaptique de photorécepteur de <u>Lampetra planeri</u> .....   | 88  |
| <u>PLANCHE XII</u>   | . - Pédicules synaptiques et activité sécrétoire des photorécepteurs de <u>Lampetra planeri</u> .....                   | 92  |
| <u>PLANCHE XIII</u>  | . - Segments externes de cellules "P" de l'épiphyse de <u>Lacerta muralis</u> ..                                        | 100 |
| <u>PLANCHE XIV</u>   | . - Cellules de type "P" : <u>Lacerta muralis</u> .....                                                                 | 104 |
| <u>PLANCHE XV</u>    | . - Cellule de type "P" chez <u>Lacerta muralis</u> .....                                                               | 108 |
| <u>PLANCHE XVI</u>   | . - Segments externes et internes de P.R.S. de <u>Lacerta</u> .....                                                     | 120 |
| <u>PLANCHE XVII</u>  | . - Comparaison des segments externes de P.R.S. épiphysaire et de photorécepteur de l'organe pariétal .....             | 124 |
| <u>PLANCHE XVIII</u> | . - Le segment interne des PRS de <u>Lacerta viridis</u> et <u>L. muralis</u> .....                                     | 128 |
| <u>PLANCHE XIX</u>   | . - Zone golgienne des photorécepteurs rudimentaires et des cellules "interstitielles" ( <u>Lacerta viridis</u> ) ..... | 132 |
| <u>PLANCHE XX</u>    | . - PRS de <u>Lacerta</u> .....                                                                                         | 136 |
| <u>PLANCHE XXI</u>   | . - Corps et "Nebenkerne" glycogéniques dans les PRS de <u>Lacerta muralis</u> .....                                    | 140 |
| <u>PLANCHE XXII</u>  | . - Stockage de la sécrétion dans les PRS épiphysaires de <u>Lacerta</u> .....                                          | 144 |
| <u>PLANCHE XXIII</u> | . - Région basale de l'épithélium épiphysaire de <u>Lacerta viridis</u> .....                                           | 148 |
| <u>PLANCHE XXIV</u>  | . - Pédicules basaux des photorécepteurs rudimentaires de <u>Tarentola mauritanica</u> .....                            | 152 |



|                        |                                                                                                                                                     |     |
|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <u>PLANCHE XXV</u>     | . - Centre organisateur et segment externe rudimentaire chez <u>Pica</u> .....                                                                      | 166 |
| <u>PLANCHE XXVI</u>    | . - Régions apicales des PRS de <u>Coturnix coturnix japonica</u> .....                                                                             | 170 |
| <u>PLANCHE XXVII</u>   | . - Photorécepteurs rudimentaires sécrétoires chez <u>Pica pica</u> .....                                                                           | 174 |
| <u>PLANCHE XXVIII</u>  | . - Région supranucléaire des PRS de <u>Pica</u> .....                                                                                              | 178 |
| <u>PLANCHE XXIX</u>    | . - Corps cellulaire et ses environs dans les PRS de <u>Pica</u> .....                                                                              | 182 |
| <u>PLANCHE XXX</u>     | . - Polarité vasculaire des pédicules basaux des PRS de <u>Pica</u> .....                                                                           | 188 |
| <u>PLANCHE XXXI</u>    | . - Pédicules des PRS dans l'épithélium folliculaire et lobulaire de <u>Pica</u> .....                                                              | 192 |
| <u>PLANCHE XXXII</u>   | . - Pénétration des pédicules de PRS ( <u>Pica pica</u> ) dans les espaces périvasculaires .....                                                    | 196 |
| <u>PLANCHE XXXIII</u>  | . - Cellule ganglionnaire de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                                                          | 202 |
| <u>PLANCHE XXXIV</u>   | . - Cellule ganglionnaire de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                                                          | 206 |
| <u>PLANCHE XXXV</u>    | . - Cellules ganglionnaires de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                                                        | 210 |
| <u>PLANCHE XXXVI</u>   | . - Cellule ganglionnaire de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                                                          | 214 |
| <u>PLANCHE XXXVII</u>  | . - Axones de l'organe pinéal de <u>Lampetra planeri</u> .....                                                                                      | 218 |
| <u>PLANCHE XXXVIII</u> | . - Tractus pinéal de <u>Lampetra planeri</u> (coupe transversale dans la région moyenne) .....                                                     | 222 |
| <u>PLANCHE XXXIX</u>   | . - Sections transversales du tractus pinéal de <u>Lacerta viridis</u> .....                                                                        | 232 |
| <u>PLANCHE XL</u>      | . - Innervation efférente sensorielle de <u>Lacerta</u> .....                                                                                       | 236 |
| <u>PLANCHE XLI</u>     | . - Connexions synaptiques (type ruban) entre photorécepteurs et cellules ganglionnaires chez <u>Lampetra planeri</u> .....                         | 242 |
| <u>PLANCHE XLII</u>    | . - Synapses de type ruban dans l'organe pinéal de <u>Lampetra planeri</u> ....                                                                     | 246 |
| <u>PLANCHE XLIII</u>   | . - Rubans circonscrits par des vésicules dans les pédicules des PRS de <u>Vanellus vanellus</u> .....                                              | 258 |
| <u>PLANCHE XLIV</u>    | . - Innervation afférente catécholaminergique dans les espaces périvasculaires de <u>Lacerta viridis</u> .....                                      | 292 |
| <u>PLANCHE XLV</u>     | . - Innervation afférente autonome dans les conditions normales; action de la réserpine sur les grains de sécrétion des PRS de <u>Lacerta</u> ..... | 296 |
| <u>PLANCHE XLVI</u>    | . - Action des drogues sur les axones afférents de <u>Lacerta</u> .....                                                                             | 302 |
| <u>PLANCHE XLVII</u>   | . - Innervation sympathique de l'épiphyse de <u>Pica pica</u> .....                                                                                 | 308 |
| <u>PLANCHE XLVIII</u>  | . - Localisation des monoamines épiphysaires de Lacertiliens par la technique de Falck et Hillarp .....                                             | 314 |



Administration des Annales : P. de PUYTORAC

Laboratoire de Zoologie et Biologie Cellulaire

1, Avenue Vercingétorix, Clermont-Ferrand

---

2ème Trimestre

1970

Dépôt légal

Imprimerie Faculté des Sciences













